

N° D'ORDRE :

57

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

POUR OBTENIR

LE GRADE

DE DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

PAR

Ezattolah KHABIRI

1^{re} THÈSE. — Recherches sur l'anatomie et la cytologie de
quelques Convolvulacées.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le

1936, devant la Commission d'Examen :

MM. J. PAVILLARD

Président.

P. MATHIAS

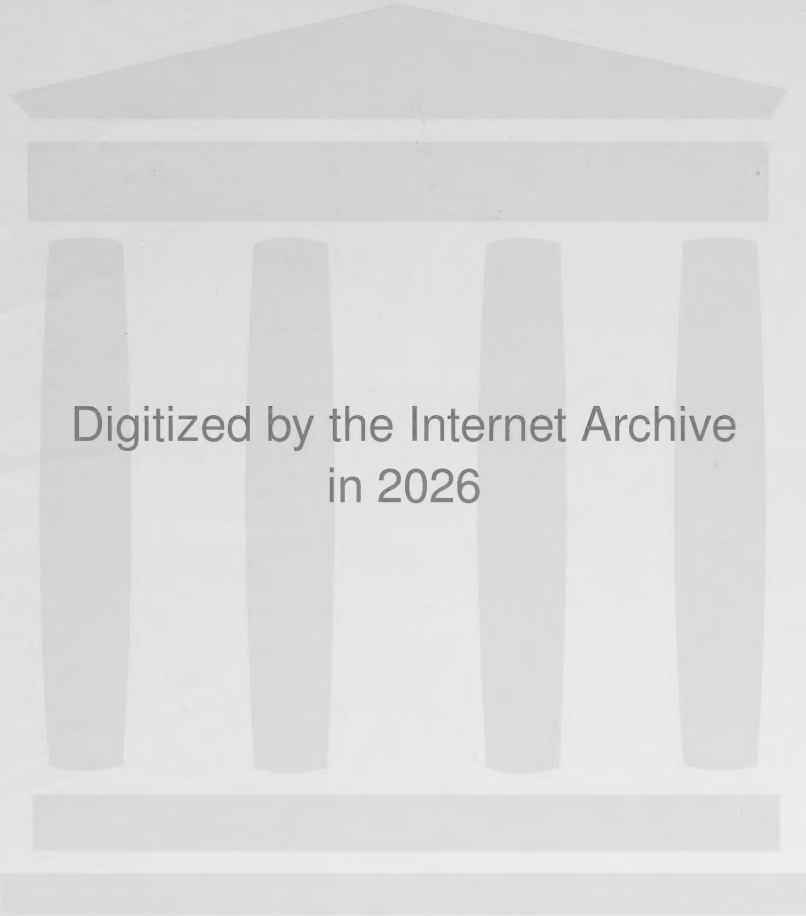
M. THORAL

} *Assesseurs.*

Librairie L. RODSTEIN

17, Rue Cujas, PARIS (V^e)

—
1936



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555203_0072

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

POUR OBTENIR

LE GRADE

DE DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

PAR

Ezattolah KHABIRI

1^{re} THÈSE. — Recherches sur l'anatomie et la cytologie de
quelques Convolvulacées.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le

1936, devant la Commission d'Examen :

MM. J. PAVILLARD

Président.

P. MATHIAS

M. THORAL

} *Assesseurs.*

Librairie L. RODSTEIN

17, Rue Cujas, PARIS (V°)

—
1936

FACULTÉ DES SCIENCES

DE

L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

MM.

Doyen..... M. CODECHOT Professeur de Chimie, Correspondant de l'Institut.

Doyen honoraire..... S. DAUTHEVILLE.

Professeurs honoraires } E. FABRY, O. DUBOSCQ, J. CURIE, F. BEAULARD DE
LENAIZAN, E. BATAILLON et J. BLAYAC.

Maîtres de Conférences honoraires..... M. VOULMIER, E. de ROUVILLE
et F. MOURGUES.

<i>Professeurs...</i>	{	J. PAVILLARD.....	Botanique.
		J. CABANNES, Correspondant de l'Institut	Physique.
		G. REBOUL.....	Physique.
		E. TURRIERE.....	Mécanique rationnelle.
		P. HUMBERT.....	Mathématiques pures.
		E. CHATTON, Correspondant de l'Institut..	Zoologie.
		L. GAY.....	Chimie.
		J. SOULA.....	Mathématiques.
		E. CARRIERE.....	Chimie.
		R. JACQUES.....	Mathématiques.
J. DURAND.....	Chimie.		
Ch. BOUHET.....	Minéralogie.		
M. THORAL, chargé de la chaire.....	Géologie.		

Maître de Conférences..... P. MATHIAS..... Zoologie.

Secrétaire..... G. DONAT.

Secrétaire honoraire..... L. DUBOIS.



Membres du Jury :

MM. J. PAVILLARD..... *Président.*

P. MATHIAS..... }
M. THORAL..... } *Assesseurs.*

A LA MEMOIRE DE MES PARENTS,

A MON FRERE ET A MES SŒURS,

Hommage filial et fraternel.

E. KHABIRI.



A M. LE PROFESSEUR PAVILLARD,

A M. LE DOCTEUR P. MATHIAS,

A TOUS MES MAITRES ET AMIS, IRANIENS OU FRANÇAIS

En témoignage de ma vive reconnaissance.

E. KHABIRI.

INTRODUCTION.

Le genre *Convolvulus* (liseron) a donné son nom à la famille des Convolvulacées (du latin *convolvere* = enrouler).

Beaucoup d'espèces de cette famille ont des tiges qui tendent à grimper en s'enroulant autour de plantes voisines ou de tuteurs qu'on leur présente.

Le mouvement manifesté par ces plantes volubiles a attiré de bonne heure l'attention des botanistes et tout spécialement celle des physiologistes.

L'appareil végétatif de ces plantes possède une structure particulière et intéressante, étudiée déjà, mais d'une façon incomplète chez un nombre réduit de représentants de cette famille, par des anatomistes, qui ont, à ce propos, exprimé des opinions souvent divergentes.

Au point de vue de la cytologie on peut dire que cette famille a presque échappé à l'investigation des chercheurs.

C'est dans ces conditions que M. le Professeur PAVILLARD, directeur de l'Institut de botanique de l'Université de Montpellier m'a proposé d'utiliser quelques-unes des espèces spontanées dans les environs de Montpellier ou cultivées dans son célèbre Jardin des Plantes, pour approfondir la connaissance des caractères anatomiques et de la structure cytologique de l'appareil végétatif et des organes reproducteurs.

C'est pour moi un très agréable devoir d'exprimer ici à M. le Professeur PAVILLARD ma respectueuse reconnaissance pour avoir éveillé chez moi par son enseignement méthodique le goût de la

botanique et pour m'avoir accueilli comme chercheur dans son laboratoire où, durant quatre années, il m'a prodigué des conseils éclairés ; son assistance m'a été particulièrement précieuse pour la mise au point du texte français de ce Mémoire.

Je tiens à remercier bien cordialement M. P. MATHIAS, Maître de conférences de zoologie, qui n'a jamais cessé de m'encourager aux moments critiques et de manifester la sympathie la plus agissante.

Mes remerciements vont de même à M. le Professeur GODECHOT, Doyen de la Faculté des Sciences, à MM. les Professeurs BLAYAC, CHATTON, BOUHET, à M. THORAL, Chargé de cours, et à M. MOTTE, Chef de travaux, qui pendant toute la durée de mes études à la Faculté des Sciences de Montpellier m'ont témoigné tant de bienveillance ; je suis fier de dire quel souvenir agréable leur enseignement m'a laissé.

Je remercie également Mademoiselle DELAGE, fille du regretté Professeur de l'Université de Montpellier, dont le talent m'a été si favorable pour l'exécution des dessins cytologiques qui accompagnent mon travail.

Ce travail se divise en deux parties :

1° Etude anatomique des organes végétatifs dans *Convolvulus arvensis* L., *C. cantabrica* L., *C. sepium* L., *C. soldanella* L., *C. tricolor* L., *Ipomea purpurea* Roth, *I. nil* Roth, *I. bona-nox* Roth.

2° Etude cytologique des mêmes espèces, en considérant spécialement :

1° La cinèse somatique.

2° La sporogénèse : réduction chromatique dans les cellules-mères des grains de pollen ; évolution des cellules de l'assise nourricière.

3° Evolution du sac embryonnaire.

4° Etude de quelques enclaves cytoplasmiques : plastes, mitochondries, etc.

PREMIÈRE PARTIE

—

CHAPITRE PREMIER.

MATERIEL ET TECHNIQUE.

Les plantes qui nous ont servi pour nos recherches ont été récoltées à Montpellier ou aux environs de cette ville, soit dans les garigues voisines (*C. cantabrica*), soit sur les bords des chemins ou dans les champs cultivés (*C. arvensis*), soit dans les fossés humides (*C. sepium*) ; soit dans les dunes de Palavas (*C. soldanella*).

Les espèces exotiques proviennent du Jardin des Plantes de Montpellier.

Les graines employées pour l'étude de la germination ont été recueillies soit directement par moi-même dans la nature, soit obtenues au Jardin des Plantes de Montpellier grâce à l'obligeance de M. le Directeur de ce Jardin.

L'étude de l'anatomie et des caractères histologiques, a été poursuivie soit sur des coupes pratiquées à la main, soit principalement sur des coupes en série faites au microtome.

Les tissus des jeunes plantules, peu résistants, étaient durcis au préalable dans l'alcool à 90°. Les coupes pratiquées à la main étaient traitées par la liqueur de Labarraque pour la destruction du contenu des cellules, puis après rinçage à l'eau, placées soit dans le carmino-vert, soit dans la fuchsine ammoniacale, et montées à la glycérine.

Le matériel destiné au microtome était enrobé dans la paraffine suivant les méthodes habituelles, les coupes obtenues en série étaient colorées soit par l'hématoxyline ferrique, soit par la safranine.

CHAPITRE II.

GERMINATION.

L'étude de la germination a été faite pour toutes les espèces mentionnées précédemment. Les semis ont été effectués dans des pots séparés soit au laboratoire (à une température de 20 à 25°), soit dans les serres du Jardin des Plantes. J'ai ainsi constaté une grande diversité dans le comportement des graines de ces diverses espèces.

Lors de la germination, alors que beaucoup de graines d'*Ipomea* donnent naissance rapidement au bout de deux jours à une jeune plantule, celles de *C. arvensis* et *C. tricolor* germent moins rapidement et en moins grande abondance ; par contre je n'ai jamais obtenu que des résultats très médiocres avec des graines de *C. soldanella* et *C. cantabrica* ; ces graines ne donnent d'ailleurs dans les cultures qu'un très petit nombre de plantules. Dans toutes les espèces étudiées la germination est épigée. La racicule sort la première et s'enfonce dans la terre, tandis que la tigelle se développe en sens opposé, entraînant jusqu'à une certaine hauteur le tégument qui enveloppe les deux cotylédons ; ce tégument tombe au moment de l'épaississement de ces derniers. La tigelle cesse de croître et la portion hypocotylée de la tige a atteint sa longueur définitive : 20 à 25 cm. en moyenne chez *I. bona-nox*, 6 à 7 cm. chez *C. arvensis*, etc.

Puis la gemmule se développe et donne naissance à la portion épicotylée de la tige qui s'accroît très lentement.

Les cotylédons légèrement épaissis dans quelques espèces (*C. arvensis*) présentent à leur sommet une échancrure plus ou moins profonde qui divise celui-ci en deux lobes. Ils sont portés chacun par un petit pétiole qui les fixe au sommet de la tigelle ; leur nervation est pennée ; leur parenchyme contient des grains d'amidon et de la chlorophylle. Ils persistent assez longtemps jusqu'au moment où la tige épicotylée prend une certaine longueur, puis ils jaunissent et tombent.

CHAPITRE III.

ANATOMIE DE L'AXE HYPOCOTYLE.

A. — STRUCTURE PRIMAIRE DE LA RACINE.

Je désignerai sous ce nom, la structure que présente une racine principale dans la région de ses poils absorbants.

Chez toutes les espèces que nous avons étudiées, la structure primaire de la racine est, à quelques détails près, conforme au type général classique.

Ipomea purpurea Roth.

Dans une jeune racine d'*Ipomea purpurea* (fig. xi et xv) on voit deux régions distinctes :

1° Au milieu le cylindre central.

2° L'écorce ou parenchyme cortical, tissu de faible consistance entourant le cylindre central.

1°. — Le cylindre central de contour plus ou moins quadrangulaire comprend :

a) Le péricycle ou assise rhizogène, formée de cellules polyédriques dont les éléments se dédoublent en face des faisceaux ligneux ; les cloisons radiales alternent avec celles de l'endoderme.

b) Quatre faisceaux ligneux alternant avec quatre faisceaux libériens.

Les faisceaux du bois, situés dans les angles, sont formés par des éléments de plus en plus larges, disposés sur une seule file et qui avancent vers le centre. Celui qui touche au péricycle présente un faible diamètre avec ornementation annelée, tandis que les plus larges disposés à l'intérieur sont souvent ponctués. Ces quatre faisceaux peuvent se réunir au centre et faire disparaître la moelle. Les faisceaux libériens primaires, bien que de formation centripète, s'étalent le long de l'assise rhizogène, et combtent la plus grande partie de l'espace compris entre les faisceaux ligneux. Sur la face interne de chaque faisceau libérien on trouve souvent une cellule plus grande, qui est une cellule laticifère.

c) Un parenchyme conjonctif qui forme au centre du cylindre central la moelle et entre les faisceaux libériens et les faisceaux ligneux les rayons médullaires. Ce parenchyme est constitué par des cellules à parois cellulósiques, laissant entre elles des méats.

2°. — L'écorce comprend de l'intérieur vers l'extérieur :

a) L'endoderme, assise protectrice, faisant suite au péricycle ; il est formé par des cellules polyédriques, dont les parois radiales présentent les cadres ondulés caractéristiques.

b) Le parenchyme cortical régulier, immédiatement en dehors de l'endoderme, et dont les cellules sont disposées en cercles concentriques et en séries radiales, laissant entre elles de petits méats.

c) Le parenchyme cortical périphérique, formé de cellules irrégulières avec des méats intercellulaires plus ou moins volumineux.

Dans toute l'épaisseur du parenchyme cortical on trouve des cellules laticifères.

d) L'assise subéreuse, avant-dernière assise de l'écorce primaire ; ces cellules possèdent tout d'abord des parois cellulósiques qui se subérissent peu à peu. Cette assise devient l'assise protectrice superficielle de la jeune racine lorsque l'assise pilifère est tombée.

e) L'assise pilifère, qui est la rangée cellulaire la plus externe de l'écorce. Ses cellules, à parois cellulósiques, s'allongent vers le

dehors pour former des poils destinés à l'absorption de l'eau et des sels minéraux.

Les radicelles situées sur quatre génératrices diamétralement opposées deux à deux prennent naissance à partir des éléments péricycliques correspondant aux pôles ligneux.

La structure primaire de la racine chez *Ipomea nil* Roth, *I. bona-nox* Roth, est en tous points semblable à celles de *I. purpurea* Roth. Par contre chez toutes les espèces du genre *Convolvulus*, j'ai constaté qu'il n'y a pas dédoublement des éléments de l'assise péricyclique en face des faisceaux ligneux (fig. XXI).

B. — ÉVOLUTION DE L'APPAREIL CONDUCTEUR DANS LA PLANTULE. TIGE HYPOCOTYLÉE.

La tige hypocotylée est la région caulinaire de l'axe végétatif située au-dessous des cotylédons, mais sa délimitation d'avec la radicule ne peut être basée que sur des caractères anatomiques et non sur des caractères externes.

Par suite de cette position intermédiaire entre la tige épicotylée et la racine, cette région présente une grande importance pour l'étude du passage de la structure de la racine à la structure de la tige.

La structure de l'hypocotyle varie non seulement suivant le niveau étudié mais encore suivant l'âge ; elle a donné lieu à de nombreux travaux qui ne sont pas tous concordants.

Jusqu'au milieu du XIX^e siècle on délimitait la tige de la racine par des caractères externes et par la direction de croissance de ces organes.

CLOS (1849) s'est élevé contre cette conception ; il a montré que le collet (limite de la tige à la racine) ne correspond pas simplement à un plan transversal, et il a tenu compte pour séparer la tige de la racine des caractères anatomiques.

VAN TIEGHEM qui considérait tout d'abord le collet comme situé dans un plan géométrique a, en 1872, admis que le passage de la structure de la racine à celle de la tige n'est pas brusque,

mais se produit sur un espace dont la longueur diffère suivant les plantes.

GÉRARD (1880) dans une première note a signalé que le collet n'est pas un plan géométrique, qu'il occupe une certaine longueur de l'axe hypocotylé.

En 1881, dans sa Thèse, cet auteur étudie le passage de la racine à la tige dans de nombreuses familles végétales. Il a examiné en particulier chez les Convolvulacées *Pharbitis purpurea*.

DANGEARD (P.A.) (1889) a publié un mémoire sur le mode d'union de la racine à la tige, il signale entre autres une Convolvulacée exotique : *Quamoclit coccinea*.

CHAUVEAUD (G.) (1911) dans son volumineux travail sur l'appareil conducteur des plantes vasculaires a examiné de nombreux types appartenant à des familles très diverses ; parmi les Convolvulacées il a choisi *C. tricolor* et *Ph. purpurea*.

Au début du xx^e siècle la théorie classique en France était celle de la torsion et du dédoublement dont les principaux partisans furent : VAN TIEGHEM, GÉRARD et enfin G. BONNIER.

Cette théorie peut être résumée de la façon suivante : Les faisceaux libéro-ligneux de la racine, pour passer dans les cotylédons en traversant le collet subissent les modifications suivantes : Les groupes criblés d'abord se divisent chacun en deux branches. Les faisceaux ligneux se séparent radialement en deux lames vasculaires qui subissent chacune une rotation longitudinale de 180° en traversant le collet ; en arrivant dans les cotylédons elles sont encore orientées radialement mais dans un sens opposé à celui qu'elles avaient dans la racine. Il y a donc eu un dédoublement du pôle ligneux et une rotation. Pour que cette théorie soit justifiée il faut que le premier vaisseau superposé du cotylédon soit la continuation directe du premier vaisseau alterne de la racine. Personne n'admet plus aujourd'hui cette continuité.

Reprise et discutée récemment en France par G. CHAUVEAUD (1911-1912), par P. BUGNON (1922-1933), par A. TRONCHET (1930), la question du remplacement de la disposition alterne de la racine terminale par la disposition superposée de la tige dans la plantule,

peut être considérée comme résolue. Les résultats les plus importants concernent l'appareil conducteur de la sève brute, c'est-à-dire les vaisseaux du bois. Dans la racine terminale très jeune les faisceaux de bois centripètes alternent avec un nombre égal de faisceaux libériens. Ils sont normalement formés d'une seule rangée radiale de vaisseaux de plus en plus larges vers l'intérieur. Chacun de ces vaisseaux monte verticalement vers la tige mais ils s'éteignent tous, successivement plus ou moins haut, dans l'ordre même de leur apparition.

L'ascension de la sève est assurée par les vaisseaux intermédiaires apparus successivement, dans le cylindre central de la racine de part et d'autre des vaisseaux radiaires les plus internes (et les plus larges). La projection horizontale de ces deux sortes de vaisseaux donne à l'appareil conducteur primaire de la racine la forme d'un Y ou d'un T.

Ces vaisseaux intermédiaires nés plus haut que les vaisseaux radiaires, s'éteindront à leur tour et successivement à des niveaux supérieurs.

Le transport de la sève brute sera finalement assuré par une troisième catégorie de vaisseaux, apparus après les vaisseaux alternes, et qui se trouvent, dès le début placés directement en dedans du liber, sans déviation ni torsion ; d'où le nom de vaisseaux superposés, qui n'est, peut-être, pas très bien choisi. La sève brute s'élève donc obliquement, dans la région de transition, mais les diverses sortes de vaisseaux, dans lesquels elle passe successivement, ont, respectivement une direction verticale, parallèle à l'axe de symétrie de la racine terminale et de l'hypocotyle.

Nous avons étudié avec le plus grand soin l'anatomie de cette région de plantules d'âges différents chez les diverses espèces de Convolvulacées qui font l'objet de ce mémoire. Pour bien voir l'évolution de l'appareil vasculaire nous avons pratiqué des coupes en série sur toute la longueur de ces plantules.

A partir de la racine, lorsqu'on s'élève dans l'axe hypocotylé, on constate que l'écorce diminue en épaisseur. Elle est entourée par une assise de cellules à parois faiblement cutinisées ; à l'intérieur

elle est limitée par un endoderme, qui est subérifié jusqu'à une certaine hauteur, mais qui est toujours très reconnaissable, grâce à la régularité de ses cellules qui sont amylières. Dans l'étude des plantules, nous nous occuperons seulement du cylindre central.

Ipomea purpurea Roth.

Plantule A. — Cette plantule qui a seulement l'âge de deux jours présente un axe blanchâtre de cinq millimètres de longueur, sans aucune différenciation morphologique externe caractéristique

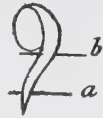


Fig. I. — Plantule A (très jeune) de *Ipomea purpurea* Roth.

de la racine. Une coupe transversale faite au niveau *a* (fig. I) montre :

Un cylindre central de forme carrée, dont l'assise péricyclique constitue un manchon composé de cellules qui se dédoublent aux angles (comme l'a déjà signalé GÉRARD en 1881).

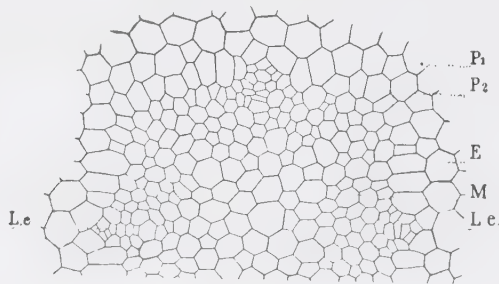


Fig. II. — *Ipomea purpurea* Roth. Coupe transversale dans la région basilaire de l'axe hypocotylé (niveau *a* de la plantule A). E, Endoderme. P₁, P₂, première et deuxième assises péricycliques. M, moelle. L.e, groupe libérien externe. Gr. : environ 220.

Quatre groupes libériens bien distincts (fig. II) faisant une légère saillie au milieu de chaque côté (*L.e*). Aucun vaisseau de bois n'est encore différencié.

A mesure qu'on s'élève dans cet axe jusqu'au sommet on constate que les quatre groupes criblés se divisent chacun en demi-faisceaux, qui s'éloignent l'un de l'autre, mais nulle part, dans toute l'étendue de cet axe, on ne trouve trace de vaisseau de bois différencié.

Plantule B. — Cette plantule âgée de quatre jours, présente une tigelle de un cm. et une radicule de deux cm. de longueur dépourvue de radicelles. Les cotylédons ne sont pas encore épanouis ; la partie radiculaire a une coloration foncée, tandis que la tigelle est blanchâtre ; vers le milieu entre les deux parties il y a un renflement.

Une coupe transversale faite à la base de la racine au niveau *a*

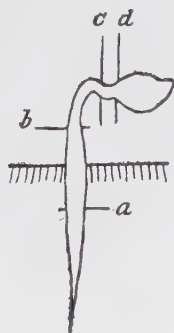


Fig. III. — *I. purpurea* Roth. (Plantule B) plus âgée. Pour *a*, *b*, *c*, *d*, voir le texte et les fig. IV, V, VI, VII.

(fig. III) montre que les petits groupes libériens (*L.e*) sont disséminés tout le long de la partie interne de l'assise péricyclique (fig. IV) ¹. Les quatre faisceaux ligneux sont situés dans deux plans

¹ Les dessins anatomiques sont tous à la même échelle que celle de la fig. II (sauf les figures schématisées).

perpendiculaires ; l'un de ceux-ci correspond au plan de symétrie des cotylédons : il contient des faisceaux à cinq vaisseaux (X.a. cot) ;

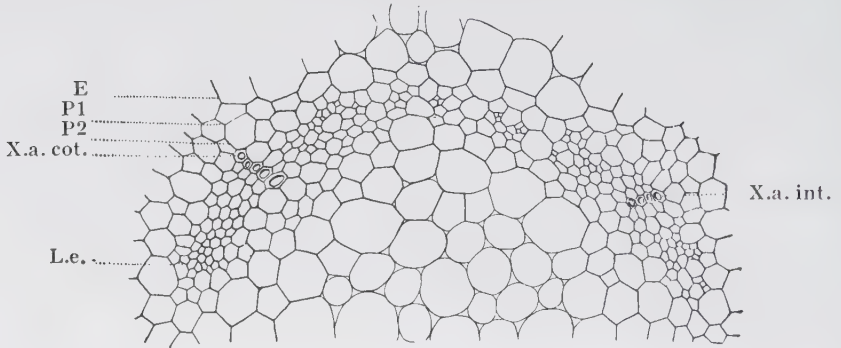


Fig. iv. — *I. purpurea* Roth. Coupe transversale de la région racinaire (niveau *a* de la plantule B). X.a. cot., vaisseau alterne correspondant au faisceau cotylédonnaire. X.a. int., vaisseau alterne du faisceau intercotylédonnaire. (Pour E, P, etc., même légende que ci-dessus).

l'autre plan qui est le plan de séparation des cotylédons ou plan intercotylédonnaire renferme des faisceaux composés seulement de quatre vaisseaux (X.a. int.). La disposition de ces vaisseaux est centripète. Les deux cellules superposées de l'assise rhizogène séparent le premier vaisseau (protoxylème) d'un endoderme dont les parois radiales sont encore dépourvues de cadre subérisé.

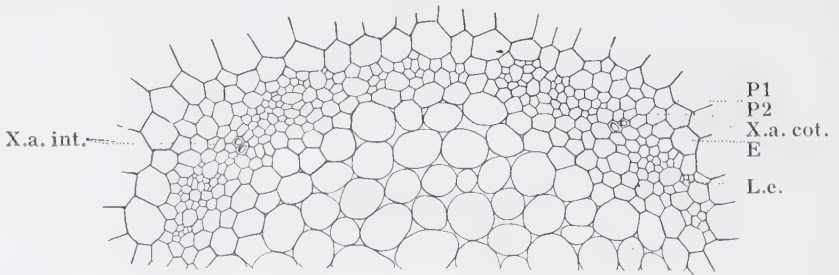


Fig. v. — *I. purpurea* Roth. Portion de coupe transversale de la tige hypocotylée de la plantule B (niveau *b*). Même légende ci-dessus.

La disposition alternée du bois et du liber persiste dans la tige hypocotylée.

Ainsi dans une coupe faite vers la moitié de la tigelle au niveau *b* (fig. III), on constate une différenciation plus intense des îlots libériens qui se disposent intérieurement le long du péricycle (fig. V).

Les faisceaux ligneux au nombre de quatre présentent la même disposition alterne caractéristique de la racine, mais avec une réduction de leurs éléments.

Vers le sommet de la tigelle, à l'endroit où la tige hypocotylée commence à se scinder, le cylindre central présente un élargissement dans le sens du plan de symétrie des cotylédons (fig. VI).

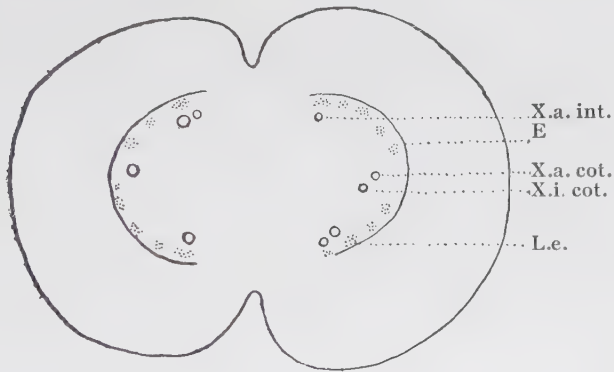


Fig. VI. — *I. purpurea* Roth. Portion de coupe transversale schématisée dans la région basilaire des cotylédons de la plantule B (niveau c). E, endoderme. X.a. int., vaisseau alterne du faisceau intercotylédonnaire. X.a. cot., vaisseau alterne du faisceau cotylédonnaire. X.i. cot., vaisseau intermédiaire du même faisceau. L.e., liber externe.

L'assise péricyclique a perdu son individualité, surtout en face des petits groupes libériens qui se trouvent autour du cylindre central. Les deux faisceaux cotylédonnaires, dont l'un comprend seulement un seul vaisseau et l'autre deux vaisseaux centripètes, s'infléchissent

légèrement vers l'extérieur formant ainsi les faisceaux médians des cotylédons, tandis que les éléments des faisceaux intercotylédonnaires se séparent pour se rapprocher des faisceaux médians.

Une coupe faite dans les cotylédons au niveau *d* (fig. III), permet de voir que la nervure médiane présente un vaisseau ligneux alterne *X.a* toujours séparé de l'endoderme par les deux cellules superposées de l'assise péricyclique. Ce vaisseau de bois a donc la même situation que le faisceau à cinq vaisseaux de la racine et représente probablement la continuation de l'un de ces vaisseaux.

Dans l'un des cotylédons seulement j'ai pu reconnaître l'ébauche de la différenciation du premier vaisseau intermédiaire *X.i* (fig. VII). De part et d'autre on voit les éléments ligneux des fais-

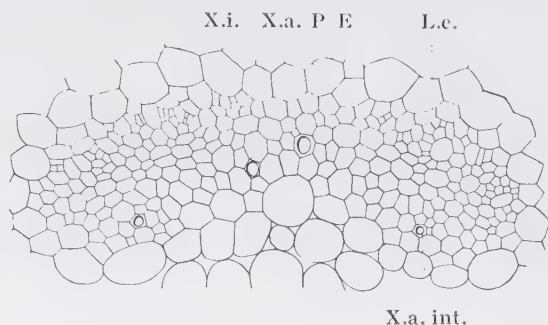


Fig. VII. — *I. purpurea* Roth. Portion de coupe transversale dans la région cotylédonnaire de la plantule B (niveau *d*). E. endoderme. P., péricycle. L.e., liber externe. X.a., vaisseau alterne. X.i., vaisseau intermédiaire.

ceaux intercotylédonnaires. Les nervures latérales ne présentent encore aucun indice de différenciation ligneuse ; on aperçoit seulement quelques petits groupes libériens.

L'étude de cette plantule de quatre jours nous montre que l'appareil conducteur est représenté exclusivement dans toute la longueur de l'axe, radicule et tigelle, par des vaisseaux correspondant à la disposition alterne. Il ne s'y trouve encore aucun vaisseau intermédiaire, sauf dans les cotylédons où se produit le premier

développement d'un vaisseau intermédiaire ; il n'existe aucune trace de vaisseaux superposés. Il y a donc continuité entre un vaisseau alterne du faisceau de la racine et celui du cotylédon. Il est probable que ce vaisseau a traversé toute la longueur de l'hypocotyle sans subir de torsion ou de rotation.

Plantule C. — Cette plantule présente des cotylédons à peine épanouis, elle a une tigelle de deux cm. de longueur et une racine de trois cm.

Sur une coupe faite à la base de la tigelle (fig. VIII) on voit,

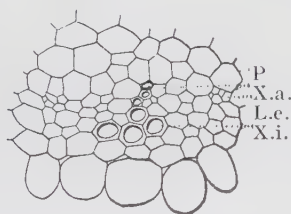


Fig. VIII. — *I. purpurea* Roth. Portion de coupe transversale de la base de la tigelle (Plantule C). P., péricycle. X.a., vaisseau alterne. X.i., vaisseau intermédiaire.

au-dessous de l'endoderme, l'assise péricyclique avec le dédoublement de ses éléments en face du pôle ligneux. Dans les faisceaux vasculaires on voit apparaître, à droite et à gauche des vaisseaux alternes, un vaisseau intermédiaire. Pendant la différenciation de ces nouveaux vaisseaux, les parois des premiers vaisseaux alternes, ontogéniquement plus âgés, se détruisent et après leur résorption ils laissent une lacune qui sera occupée par un parenchyme méristématique.

Près du sommet de la tige hypocotylée (fig. IX), les groupes libériens (*L.e*) se disséminent le long du péricycle. La disposition alterne des vaisseaux du bois est encore visible par suite de l'existence de deux éléments *X.a* en voie de résorption ; les vaisseaux intermédiaires *X.i* sont séparés des précédents par un tissu non différencié.

Les deux cotylédons, qui se détachent au sommet de l'axe, sont portés par un court pétiole.

Une coupe faite à la limite de la lame cotylédonnaire et de son

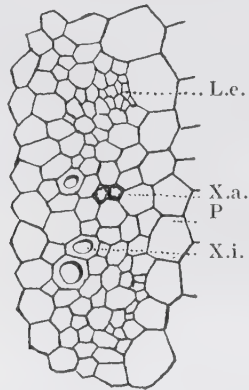


Fig. ix. — *I. purpurea* Roth. Portion de coupe transversale du sommet de la tige hypocotylée (Plantule C). Même légende.

pétiole montre une nervure médiane, et deux nervures latérales noyées dans le parenchyme cortical.

Dans la nervure médiane (fig. x) on aperçoit à la partie externe

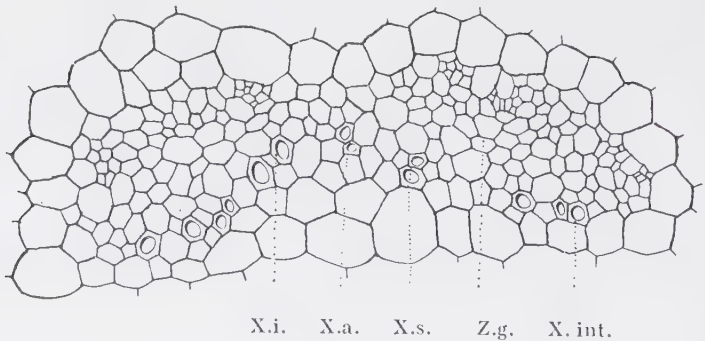


Fig. x. — *I. purpurea* Roth. Portion de coupe transversale du cotylédon (Plantule C). X.a., vaisseau alterne. X.i., vaisseau intermédiaire. X.s., vaisseau superposé. Z.g., zone génératrice.

les assises péricycliques et endodermiques. Mais le fait important est l'apparition ici des vaisseaux superposés de part et d'autre des éléments intermédiaires. Les vaisseaux les plus éloignés du plan de symétrie sont une partie des faisceaux intercotylédonnaires. Une zone génératrice (*Z.g*) commence à se cloisonner pour engendrer le tissu secondaire.

En résumé, la structure de cette plantule diffère des précédentes par l'apparition d'une nouvelle disposition de l'appareil conducteur ligneux. La racine seule présente la disposition alterne. L'hypocotyle conserve encore cette disposition, à laquelle s'ajoutent les premiers vaisseaux intermédiaires ; enfin dans les cotylédons s'ébauche la troisième disposition, la disposition superposée. Mais ce qui est important c'est la situation constante des deux premiers vaisseaux alternes par rapport à l'endoderme. Il y a donc continuité entre les premiers vaisseaux situés dans le plan de symétrie des cotylédons, et certains vaisseaux appartenant aux faisceaux correspondants de la racine.

Plantule D. — Cette plantule dont les cotylédons sont épanouis, a une tigelle de quatre cm. de longueur et une racine de 3,5 cm. Dans une coupe pratiquée près du sommet de la racine (fig. xi) le cylindre central a un contour quadrangulaire ; il est entouré par

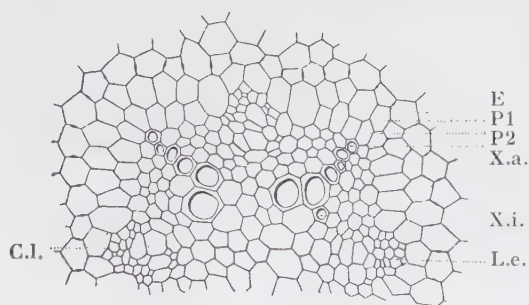


Fig. xi. — *I. purpurea* Roth. Portion de la région centrale de la racine (Coupe transversale de la plantule D). Même légende que ci-dessus. C.l., cellule laticifère.

une assise endodermique *E*, dont les parois radiales sont déjà subérisées.

Les faisceaux ligneux présentent les dispositions alterne et intermédiaire. Dans chaque faisceau les éléments ligneux alternes superposés radialement (*X.a*) dans le sens centripète sont accompagnés à droite et à gauche par un ou deux vaisseaux intermédiaires (*X.i*). Alternant avec les quatre faisceaux, quatre groupes libériens présentent sur leur face interne une grosse cellule qui est une cellule laticifère (*C.l*). L'espace laissé libre par les faisceaux conducteurs est comblé par la moelle et les rayons médullaires.

Vers la base de la tigelle (fig. XII) on constate que dans les faisceaux cotylédonnaires le nombre des vaisseaux intermédiaires (*X.i. cot*) s'est accru; on en compte cinq. Les vaisseaux alternes les plus anciens (*X.a. cot*) présentent un début de résorption de leur

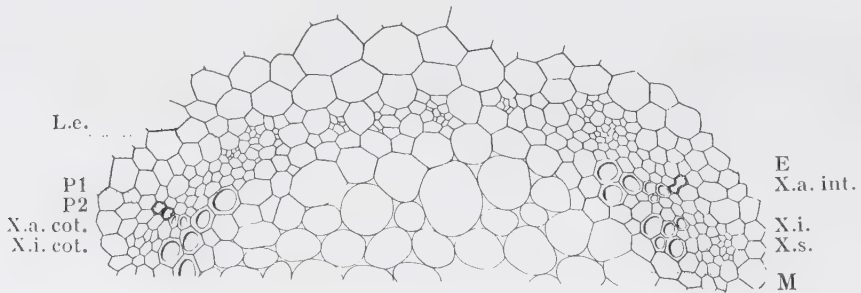


Fig. XII. — *I. purpurea* Roth. Coupe transversale de la base de la tigelle (Plantule D). Voir le texte et les légendes précédentes.

paroi. Les faisceaux intercotylédonnaires présentent sept vaisseaux intermédiaires ou superposés, mais les vaisseaux alternes sont aussi en voie de résorption (*X.a. int*). Une série de cellules non différenciées à cloisonnements plus ou moins tangentiels vient s'interposer entre les vaisseaux alternes et intermédiaires (tissu intercalaire).

Près du sommet de la tigelle (fig. XIII) dans les faisceaux cotylédonnaires, il y a réduction du nombre des trachées centripètes. A ce niveau on ne trouve alors que deux vaisseaux de bois alternes

(*X.a. cot*) dont les parois sont en train de se résorber. Ces vaisseaux sont séparés des vaisseaux intermédiaires (*X.i. cot.*) et des vaisseaux superposés (*X.s. cot.*).

Dans les faisceaux intercotylédonnaires, les vaisseaux alternes (*X.a. int*) sont totalement résorbés et ont laissé une lacune dans

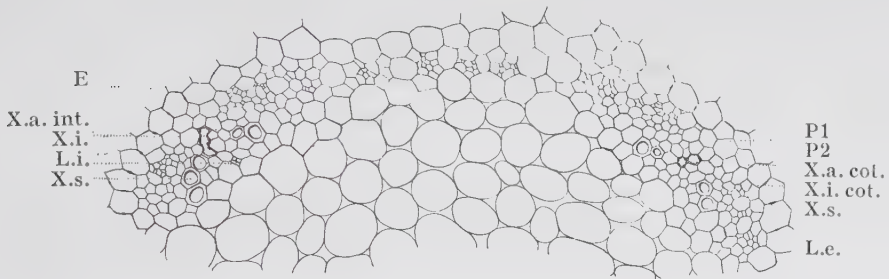


Fig. XIII. — *I. purpurea* Roth. Coupe transversale près du sommet de la tigelle (Plantule D). Voir le texte et les légendes précédentes. L.i., liber interne.

laquelle, grâce à la persistance des fragments de membrane ligneuse incomplètement digérés, on distingue l'emplacement des éléments alternes. Une série de cellules à cloisonnements parallèles s'interpose entre les éléments du faisceau et occupera dans la suite du développement la lacune précédente. C'est en dedans de ce tissu qu'on aperçoit pour la première fois l'apparition du liber interne (*L.i*) que nous étudierons plus loin. Chaque faisceau intercotylédonnaire est ainsi démembré en deux demi-faisceaux (composés de vaisseaux intermédiaires et superposés) qui vont s'écarter de plus en plus l'un de l'autre pour se rapprocher des faisceaux cotylédonnaires ; ainsi prendront naissance la nervure médiane et les nervures latérales des cotylédons. Au sommet de la tigelle se produit un élargissement du cylindre central dans le sens du plan médian cotylédonnaire.

Les cotylédons restent soudés sur une courte distance en un

tube qui enveloppe l'ébauche méristématique de la tige épicotylée, mais finalement ils se séparent.

Sur une coupe faite à la base des cotylédons, la nervure médiane (fig. xiv) présente : Un péricycle plus ou moins interrompu

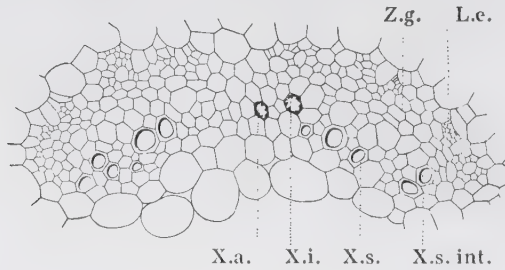


Fig. xiv. — *I. purpurea* Roth. Coupe transversale à la base du cotylédon (Plantule D). X.a. et X.i., vestiges des vaisseaux alternes et intermédiaires. X.s., vaisseau superposé. Z.g. zone génératrice. L.e., liber externe. X.s., int. vaisseau superposé du faisceau intercotylédonnaire.

en face des îlots libériens normaux (*L.e.*), répartis seulement sur le pourtour extérieur de la nervure médiane cotylédonnaire. Il y a encore des vestiges de vaisseaux alternes (*X.a.*) et de vaisseaux intermédiaires (*X.i.*), mais les vaisseaux superposés sont déjà nombreux (*X.s.*). Aux deux bords de la nervure médiane se trouvent quelques vaisseaux superposés (*X.s. int.*), provenant d'une partie des faisceaux intercotylédonnaires.

La nervure médiane contient une zone génératrice bien marquée qui se continue vers le bas dans l'axe hypocotylé, en donnant naissance aux tissus secondaires.

Les nervures latérales sont formées par un très petit nombre de vaisseaux de bois et de liber superposés et sont également pourvues d'une zone génératrice.

Plantule E. — Cette plantule a été fixée au moment où dans le massif méristématique initial de l'axe épicotylé le premier vaisseau ligneux s'est différencié.

La tigelle mesure sept cm. et la racine quatre cm. et demi de longueur ; elle offre la même taille que la plantule étudiée par GÉRARD (1881).

Sur une coupe faite au milieu de la racine (fig. xv) on aperçoit

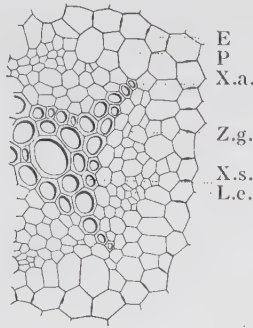


Fig. xv. — *I. purpurea* Roth. Portion de coupe transversale au milieu de la racine (Plantule E). Même légende que ci-dessus.

un endoderme à parois subérifiées *E.*, autour de l'assise péricyclique et quatre groupes libériens alternant avec quatre groupes ligneux, qui s'étendent tangentielllement par suite de différenciation d'éléments nouveaux. Les vaisseaux ligneux alternes atteignent le centre du cylindre central et forment ainsi deux bandes de vaisseaux ligneux perpendiculaires. Le grand développement de ces vaisseaux entraîne la réduction du nombre de vaisseaux intermédiaires (*X.i.*). Des vaisseaux superposés d'origine primaire apparaissent et se disposent dans le sens centrifuge sur les branches des bandes ligneuses (*X.s.*). Ainsi apparaît dans la racine la disposition superposée des éléments vasculaires.

L'assise génératrice (*Z.g.*) se dessine entre les tubes criblés et les faisceaux ligneux, engendrant les premiers cloisonnements. Dès la base de la racine à mesure qu'on s'élève dans la tigelle le diamètre du cylindre central augmente sensiblement ; les éléments médullaires incapables de suivre cet accroissement s'étirent et disparaissent en laissant une lacune médullaire.

A la base de la racine (fig. xvi) les faisceaux vasculaires sont

composés, comme dans le cas précédent, des vaisseaux alternes, des vaisseaux intermédiaires, et des vaisseaux superposés, ceux-ci étant

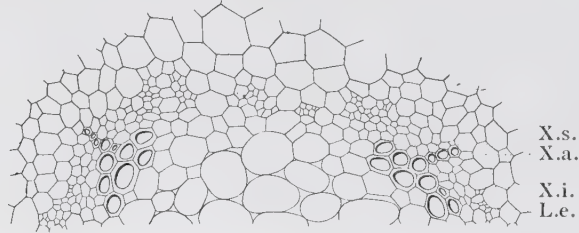


Fig. xvi. — *I. purpurea*. Coupe transversale de la base de la racine (Plantule E). Même légende.

situés en dedans des tubes criblés. Entre les groupes libériens et ligneux se trouve la zone génératrice qui commence à se cloisonner. C'est à l'ensemble de ces éléments que GÉRARD attribue une forme en T.

Il s'exprime ainsi à ce sujet : « Là les faisceaux vasculaires repoussés vers l'intérieur, s'écrasent et groupent leurs éléments en un T, dont la branche verticale est formée des éléments les plus étroits toujours adossés à la couche rhizogène. Ce T se transforme en V par la pénétration de tissu conjonctif au milieu de la branche perpendiculaire ».

Vers la base de la tigelle dans les faisceaux cotylédonnaires (fig. xvii) il n'y a plus que deux vaisseaux alternes, dont le plus

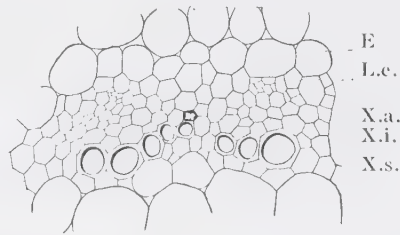


Fig. xvii. — *I. purpurea* Roth. Portion de coupe transversale du faisceau cotylédonnaire à la base de la tige hypocotylée (Plantule E). Voir le texte et les légendes précédentes.

intérieur (X.a) est même en voie de résorption. Le faisceau ligneux est coupé en deux parties par deux rangées de cellules polygonales, cloisonnées toutes dans le même sens : l'une formée des vaisseaux intermédiaires et superposés et l'autre comprenant les vaisseaux alternes, intermédiaires et superposés. Ces cellules contournent les vaisseaux et viennent s'interposer entre eux et la moelle. Quand le premier vaisseau en voie de résorption aura disparu, le faisceau prendra nettement la forme en V.

Dans les faisceaux intercotylédonnaires (fig. xviii) le tissu con-

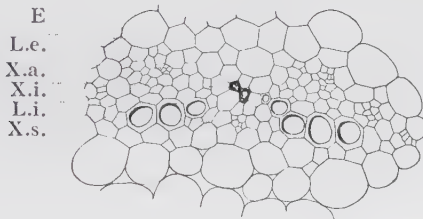


Fig. xviii. — *I. purpurea* Roth. Portion de coupe transversale du faisceau intercotylédonnaire à la base de la tigelle. Même légende. (X.a., vaisseaux alternes en voie de résorption).

jonctif a pénétré de deux côtés dans les faisceaux vasculaires et a isolé les deux vaisseaux ligneux alternes (qui sont en voie de disparition) du reste des éléments vasculaires du faisceau composé des vaisseaux intermédiaires et superposés.

Le liber interne s'est différencié pour la première fois dans cette plantule dans une cellule qui appartient au tissu intercalaire.

Près du sommet de la tigelle au voisinage du nœud cotylédonnaire (fig. xix) le cylindre central s'est élargi suivant le plan cotylédonnaire, l'endoderme ne présente plus dans ses parois radiales la subérisation qui a disparu dès la moitié de la hauteur de l'axe hypocotylé ; l'assise génératrice est en plein fonctionnement, et la moelle qui avait disparu depuis la base de la racicule commence à réapparaître.

Dans les deux systèmes vasculaires intercotylédonnaires il n'y

a plus aucune trace des éléments alternes et intermédiaires ; de chaque côté les vaisseaux superposés (X.s int) obliquent à droite

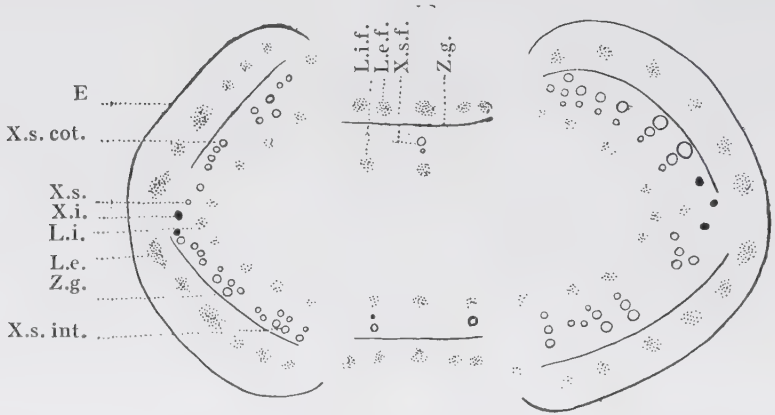


Fig. xix. — *I. purpurea* Roth. Coupe transversale schématisée, près du sommet de la tige hypocotylée (Plantule E). E, endoderme. X.i., vaisseau intermédiaire. X.s. cot., vaisseau superposé du faisceau cotylédonnaire. L.e., liber externe. L.i., liber interne. Z.g., zone génératrice. X.s. int., vaisseau superposé du faisceau intercotylédonnaire. L.i.f., liber interne correspondant à la tige épicotylée. L.e.f., liber externe de la tige épicotylée. X.s.f., vaisseau superposé de la tige épicotylée.

et à gauche du plan intercotylédonnaire pour constituer en partie avec les faisceaux cotylédonnaires les nervures médianes des cotylédons.

Après cet écartement, l'assise génératrice par des cloisonnements répétés va donner naissance à un tissu secondaire, dont un certain nombre d'éléments se différencient soit en îlots de liber interne (L.i.f) et externe (L.e.f) soit en un nombre réduit de vaisseaux ligneux (X.s.f). Ces vaisseaux de nature nettement secondaire se prolongeront dans les cordons procambiaux des deux premières feuilles épicotylées. Dans les faisceaux cotylédonnaires il y a quelques vestiges des vaisseaux intermédiaires, mais seuls les vaisseaux superposés sont bien développés. Les îlots libériens internes pro-

venant du parenchyme intercalaire augmentent en nombre ; on les voit soit au voisinage de la moelle, soit dans le tissu intercalaire.

Le cotylédon est formé d'une partie effilée et d'une partie étalée. La partie effilée convexe en dessous, concave en dessus contient trois nervures, une principale et médiane, deux latérales. Ces nervures sont noyées dans un parenchyme.

Une coupe faite au niveau de la séparation de ces deux parties (effilée et étalée) nous montre :

Dans la nervure médiane (fig. xx) un endoderme avec des cellu-

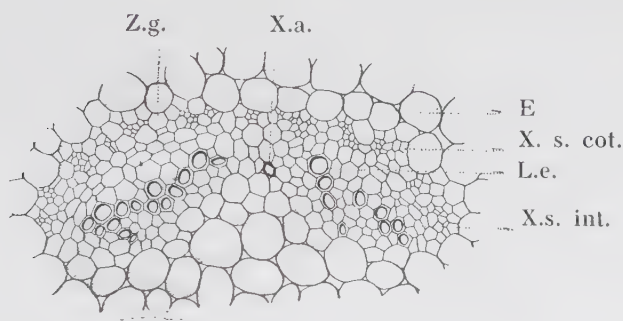


Fig. xx. — *I. purpurea* Roth. Coupe transversale à la base des cotylédons (Plantule E). Même légende.

les amylofères (*E*), auquel fait suite une assise péricyclique ; puis des groupes libériens normaux (*L.e*) disséminés tout le long de cette dernière assise.

Dans la région ligneuse on constate encore un seul vaisseau alterne (*X.a*) en voie de disparition et de nombreux éléments superposés. Entre les îlots libériens et les formations ligneuses la zone génératrice a donné naissance à un tissu secondaire dont quelques éléments sont différenciés en bois. Les nervures latérales ne renferment que des vaisseaux superposés, avec entre eux une assise génératrice.

Convolvulus arvensis L.

J'ai étudié l'évolution vasculaire chez cette espèce dans trois plantules d'âges différents.

Plantule A. — Agée de quatre jours, elle a une tigelle de un cm. et une racicule de un cm. et demi de longueur, les feuilles cotylédonnaires ne sont pas encore épanouies. Une coupe transversale faite vers la moitié de la racine, nous montre dans le cylindre central, une assise péricyclique formée de cellules polyédriques, contre lesquelles sont appuyés mais en alternance quatre groupes criblés et quatre faisceaux ligneux.

Ces derniers se trouvent dans deux plans perpendiculaires l'un par rapport à l'autre. L'un des deux, celui qui correspond au plan médian ou intercotylédonnaire contient deux groupes vasculaires composés chacun de trois vaisseaux centripètes superposés les uns aux autres avec une structure annelée.

Dans le plan de symétrie des cotylédons se trouvent également deux faisceaux, chacun étant composé de deux vaisseaux centripètes. L'espace laissé libre par ces faisceaux est comblé par le parenchyme.

Dès la base de la racicule, on constate une réduction dans le nombre des éléments vasculaires des faisceaux intercotylédonnaires, de manière qu'ils ne sont plus composés chacun que de deux vaisseaux, ainsi qu'une division des paquets libériens se dédoublant en huit demi-faisceaux. Au voisinage du sommet de la tigelle, les faisceaux cotylédonnaires se composent de deux vaisseaux alternes superposés, le premier étant situé contre le péricycle.

Par conséquent ils sont la continuation directe du faisceau radiculaire. Les deux vaisseaux qui se trouvaient dans les faisceaux intercotylédonnaires se séparent l'un de l'autre, s'infléchissent chacun allant vers le faisceau cotylédonnaire. Dans les cotylédons les faisceaux cotylédonnaires ne subissent aucun changement ; par conséquent ils présentent encore la phase alterne. De part et d'autre des faisceaux médians se trouve le vaisseau qui provient du faisceau intercotylédonnaire.

Dès maintenant, dans les cotylédons on assiste à l'activité hâtive

de la zone génératrice, dont les éléments se cloisonnent pour donner naissance au tissu secondaire.

Ainsi l'appareil conducteur dans les divers organes de cette plantule ne présente que la disposition alterne. Les vaisseaux qui se trouvaient dans le plan médian cotylédonnaire de la racine, traversent toute la région hypocotylée sans avoir subi aucun changement (dédoublément ou rotation).

Plantule B. — Elle possède des cotylédons épanouis, sa tige de deux cm. et sa racine trois cm. de longueur.

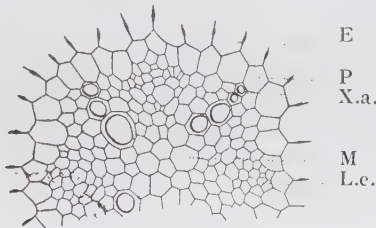


Fig. XXI. — *Convulvulus arvensis* L. Coupe transversale dans la région moyenne de la racine (Plantule B). Même légende.

Une coupe faite au niveau de la moitié de la racine (fig. XXI) nous montre :

Un endoderme à paroi subérisée entourant le cylindre central. Le péricycle est formé par une seule assise de cellules. Les quatre faisceaux ligneux situés aux angles sont formés par des vaisseaux nombreux du type alterne. Les quatre groupes libériens qui font une légère saillie vers l'intérieur, sont en alternance avec les faisceaux précédents.

Sur une coupe pratiquée dans la région moyenne de l'axe hypocotylé (fig. XXII) on voit les modifications suivantes :

Les groupes libériens sont disséminés tout autour du cylindre central. Les faisceaux ligneux du plan cotylédonnaire montrent un début de résorption des éléments alternes tandis que les vaisseaux intermédiaires sont plus nombreux suivis à droite et à gauche par

des vaisseaux superposés. Les faisceaux du plan intercotylédonnaire présentent des modifications plus accentuées :

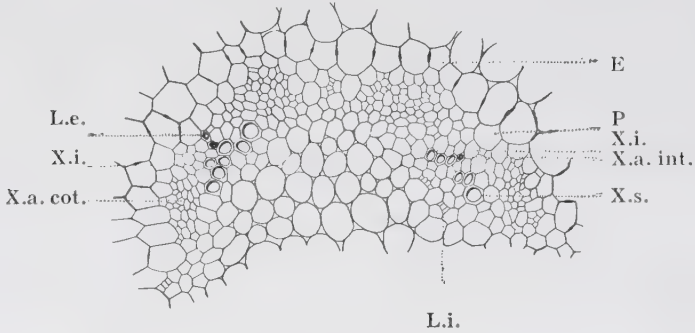


Fig. xxii. — *C. arvensis* L. Portion de coupe transversale dans la partie moyenne de la tigelle (Plantule B). Même légende.

Ils sont fragmentés par le tissu intercalaire en deux ou trois groupes. Les vaisseaux alternes commencent à se résorber, tandis que les vaisseaux superposés apparaissent. De plus on aperçoit pour la première fois le liber interne en face du pôle de chaque faisceau.

Une coupe pratiquée à un niveau plus élevé, à quelques millimètres au-dessous du nœud cotylédonnaire (fig. xxiii) montre :

Un endoderme caractérisé par la régularité des éléments amyloifères, dont les parois sont dépourvues de cadre subérisé, suivi d'un péricycle dont les cellules deviennent petites et disparaissent même quelquefois en face des îlots libériens. Dans les faisceaux cotylédonnaires, le nombre des vaisseaux alternes est réduit, on en trouve un séparé de l'endoderme par la cellule de l'assise péricyclique. Les vaisseaux intermédiaires et superposés sont disloqués par suite de la pénétration des cellules du tissu conjonctif, dont l'une se différencie en liber interne.

Dans les faisceaux intercotylédonnaires il ne reste aucune trace des éléments ligneux alternes et intermédiaires. L'assise génératrice par suite de cloisonnements successifs, soit entre les vaisseaux ligneux superposés et les groupes libériens, soit dans le tissu intercalaire, a augmenté ainsi l'épaisseur de l'anneau vasculaire.

A la suite du développement du tissu intercalaire, les deux

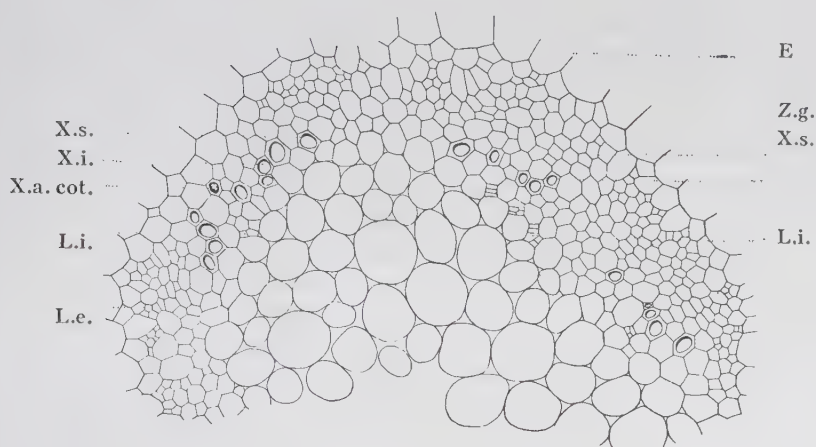


Fig. XXIII. — *C. arvensis* L. Coupe transversale dans la partie de la tigelle (Plantule B). Même légende.

branches des faisceaux intercotylédonnaires sont repoussées à droite et à gauche et se rapprochent des éléments des faisceaux cotylédonnaires.

Au niveau du nœud cotylédonnaire, nous observons l'augmentation du diamètre du cylindre central. L'endoderme et le péricycle présentent les mêmes caractères que dans la coupe précédente. Les éléments des demi-faisceaux vasculaires intercotylédonnaires sont plus rapprochés des faisceaux cotylédonnaires et constituent ainsi l'arc vasculaire de la nervure médiane des cotylédons. L'assise génératrice s'est cloisonnée activement et a donné un tissu méristématique de nature secondaire qui augmente ainsi davantage l'épaisseur de l'arc vasculaire. Dans le plan intercotylédonnaire on voit se différencier un vaisseau ligneux qui est le premier vaisseau de la tige épicotylée.

Dans une coupe faite à la base des cotylédons (fig. XXIV) on aperçoit dans la nervure médiane :

L'endoderme et le péricycle à la partie externe de cette nervure.

Les vaisseaux alternes et intermédiaires qui ont conservé encore leur situation commencent à se déformer pour disparaître ; de part et d'autre de ceux-ci on trouve des vaisseaux superposés qui sont disposés suivant un arc.

Les groupes libériens externes sont répartis tout autour contre l'assise péricyclique sauf en face des vaisseaux alternes et intermé-

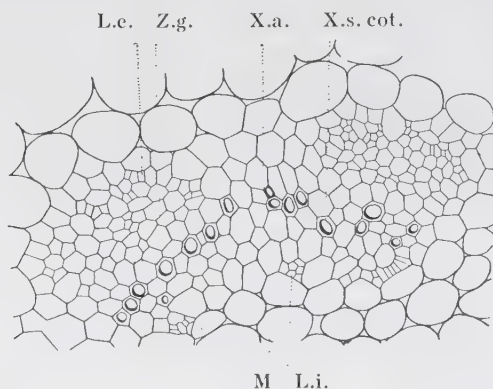


Fig. xxiv. — *C. arvensis* L. Coupe transversale à la base du cotylédon (Plantule B). Même légende.

diaires. L'assise génératrice est en plein fonctionnement entre les vaisseaux superposés et le liber externe : elle a donné naissance par des cloisonnements successifs au tissu secondaire, augmentant ainsi l'épaisseur de la nervure médiane. En dedans des vaisseaux ligneux se trouvent les groupes du liber interne.

Plantule C. — Cette plantule présente un stade plus âgé que la précédente ; la racine atteint trois cm. et demi et la tigelle trois cm. de longueur.

Une coupe pratiquée à la base de la racine nous présente :

Quatre faisceaux ligneux possédant chacun de cinq à six vaisseaux centripètes, avec de part et d'autre de ceux-ci des vaisseaux intermédiaires et des vaisseaux superposés. Les groupes libériens

sont dissociés en huit demi-fascicules. L'assise génératrice commence à fonctionner.

Au milieu de la tigelle (fig. xxv), le faisceau cotylédonnaire

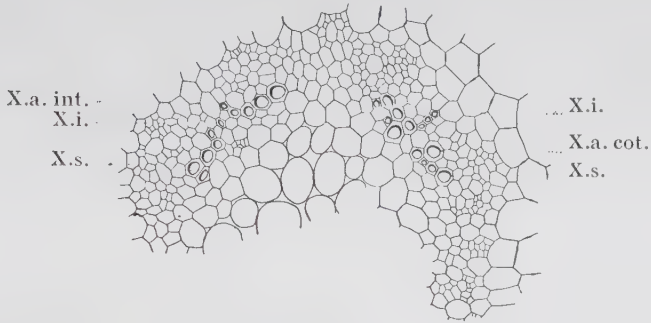


Fig. xxv. — *C. arvensis* L. Coupe transversale de la tige hypocotylée (Plantule C). Même légende.

est coupé en deux branches : l'une est composée par des vaisseaux centripètes (dont les deux premiers sont en voie de destruction) et des vaisseaux superposés, l'autre contient uniquement des vaisseaux intermédiaires et des vaisseaux superposés.

Dans le faisceau ligneux intercotylédonnaire le bois alterne primitif est complètement séparé des vaisseaux intermédiaires et superposés par deux rangées de cellules polygonales à cloisons transversales et parallèles dont les deux dernières qui touchent les éléments du parenchyme médullaire se sont différenciées en liber interne.

Entre les vaisseaux ligneux et libériens externes la zone génératrice a commencé à fonctionner pour donner des cellules à cloisonnements transversaux.

A un niveau plus élevé dans les faisceaux cotylédonnaires (fig. xxvi) on aperçoit :

L'unique vaisseau alterne et le premier vaisseau intermédiaire presque résorbé, et un certain nombre de vaisseaux superposés ; enfin on voit apparaître ici le liber interne.

Dans les deux faisceaux intercotylédonnaires, l'activité de cloisonnement de l'assise génératrice est telle, qu'elle a refoulé à l'intérieur tous les vaisseaux. Parmi ces derniers, on voit la trace ligneuse du dernier vaisseau alterne et du vaisseau intermédiaire ; seuls les vaisseaux superposés ont augmenté leur nombre. Le liber

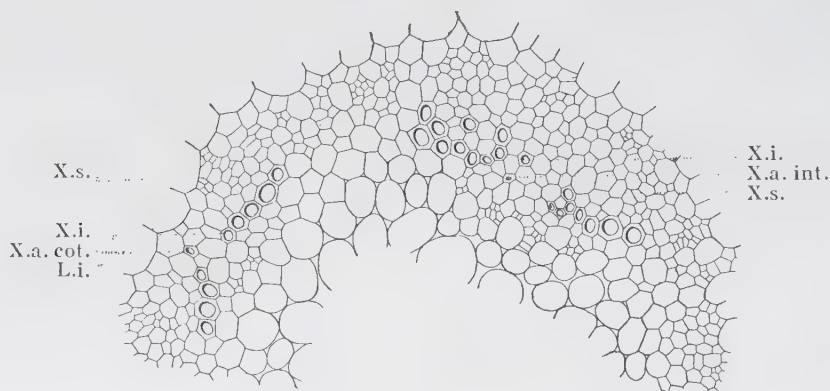


Fig. xxvi. — *C. arvensis* L. Portion transversale de la partie supérieure de la tige (Plantule C). Voir le texte et les légendes précédentes.

interne également s'est différencié davantage aux dépens de nombreuses cellules de tissu méristématique.

Dans les cotylédons (fig. xxvii) le dernier vaisseau alterne et les vaisseaux intermédiaires sont en train de disparaître. Les vaisseaux superposés sont bien développés ; parmi eux les uns d'origine procambiale commencent également à se résorber, les autres de nature secondaire subsistent jusqu'à la période de la chute des feuilles cotylédonnaires. Le liber interne commence à s'étendre sur la face antérieure de la nervure.

Les deux nervures latérales possèdent des vaisseaux superposés à double liber, et une zone génératrice entre les éléments libériens externes et ligneux.

Résumé et Conclusions. — D'après les descriptions précédentes, l'appareil conducteur se comporte de la même manière, dans l'axe hypocotylé de *Ipomea purpurea* et de *Convolvulus arvensis* pour passer de la disposition alterne initiale à la disposition superposée;

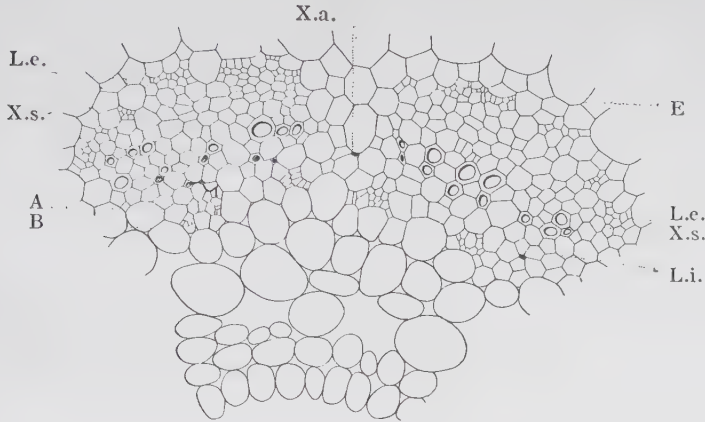


Fig. xxvii. — *C. arvensis* L. Coupe transversale dans le cotylédon (Plantule C). Même légende. A et B, îlots libériens internes.

il en est de même dans toutes les autres espèces étudiées pendant le cours de nos recherches.

La disposition alterne apparaît tout d'abord aussi bien dans la racine que dans les cotylédons ; elle est suivie, dans tous les organes, par le développement de vaisseaux intermédiaires, puis de vaisseaux superposés ; mais il y a lieu de remarquer que les diverses étapes de l'évolution vasculaire ne sont pas simultanées et n'ont pas la même durée dans les différents organes de la plantule. La disposition alterne est durable dans la racine, tandis qu'elle est de plus en plus éphémère à mesure qu'on s'élève dans la tige. Au contraire la disposition superposée apparaît tardivement dans la racine tandis qu'elle est plus ou moins précoce dans les cotylédons. Les vaisseaux alternes et intermédiaires qui atteignent les cotylédons et la partie supérieure de l'axe hypocotylé n'ont qu'un rôle transitoire, conformément au schéma général exposé au début de ce chapitre.

Nous avons vu d'autre part que dans la radicule, l'appareil vasculaire est composé de quatre groupes vasculaires situés deux à deux dans deux plans perpendiculaires l'un à l'autre.

L'un est le plan médian cotylédonnaire ou plan de symétrie des cotylédons, l'autre est le plan de séparation des cotylédons ou plan intercotylédonnaire. Cette disposition de l'appareil conducteur chez les Convolvulacées justifie la dénomination de « disposition cruciforme tétrarche » établie par E. N. THOMAS.

Les deux faisceaux du plan cotylédonnaire continuent à traverser toute la longueur de l'axe de la plantule ; ils subissent seulement une légère inflexion au sommet de la tigelle, due au développement actif de la masse méristématique de la tige épicotylée.

Les deux faisceaux du plan intercotylédonnaire traversent toute la longueur de la radicule et une certaine hauteur de la tigelle, puis ils se scindent chacun en deux. Les deux moitiés s'écartent l'une de l'autre en se rapprochant des faisceaux cotylédonnaires, pour constituer en partie avec ces derniers les nervures médianes tandis que l'autre partie forme une des nervures latérales.

D'une manière générale les transformations histologiques des faisceaux intercotylédonnaires dans la tigelle sont plus rapides que celles des deux autres faisceaux : à un niveau quelconque, la différenciation des diverses sortes de vaisseaux (intermédiaires et superposés) ainsi que la résorption progressive des vaisseaux plus anciens se réalisent plus vite dans les faisceaux intercotylédonnaires.

Dans l'espace laissé par le départ des deux branches des faisceaux intercotylédonnaires apparaissent des néoformations ; c'est dans ce nouveau tissu que nous avons vu les premiers éléments du liber interne.

De plus, pendant le développement de la plantule et à un âge assez avancé on aperçoit dans ce tissu secondaire du plan intercotylédonnaire une différenciation ligneuse ontogéniquement plus récente que l'ensemble des vaisseaux formés dans le tissu embryonnaire de la plantule.

Ces vaisseaux qui passent dans la tige proprement dite, se prolongeront vers le haut et vers le bas à mesure que se développe la masse méristématique de la tige.

C. — STRUCTURE SECONDAIRE DE LA RACINE.

En général, à mesure que les plantes vieillissent, leurs racines s'épaississent par suite du jeu de deux assises génératrices dont l'une est située dans l'écorce, et l'autre dans le cylindre central, entre le liber normal et le bois. La racine acquiert ainsi une nouvelle structure dite structure secondaire.

La structure secondaire de la racine des Convolvulacées n'a pas été étudiée particulièrement jusqu'ici. Seul VAN TIEGHEM (1871) au cours d'un travail sur la symétrie de la racine donne quelques détails concernant *C. tricolor*.

Nous avons étudié les formations secondaires de la racine chez les espèces de Convolvulacées qui font l'objet de ce mémoire.

Convolvulus arvensis L.

Après la chute de l'assise pilifère, la racine est protégée par l'assise subéreuse dont les membranes se subérisent peu à peu. Les cellules de l'assise subéreuse deviennent le siège d'une multiplication intense et se divisent par des cloisonnements tangentiels ; l'une des cellules-filles, la plus interne se divise à son tour et ainsi de suite. L'assise subéreuse fonctionne comme une véritable zone génératrice qui a été appelée par NEGELI, zone phellogène. Les nouvelles formations produites par le jeu de cette assise génératrice constituent le périderme, dont les cellules à section carrée ou rectangulaire sont disposées en files radiales.

Les éléments du périderme se subérisent progressivement de l'extérieur vers l'intérieur et se remplissent d'air. Le périderme se trouve alors transformé en un manchon protecteur imperméable à l'eau.

Mais, par suite de l'apparition de nouvelles assises cellulaires vers l'intérieur, les parties les plus externes du périderme se déchi-

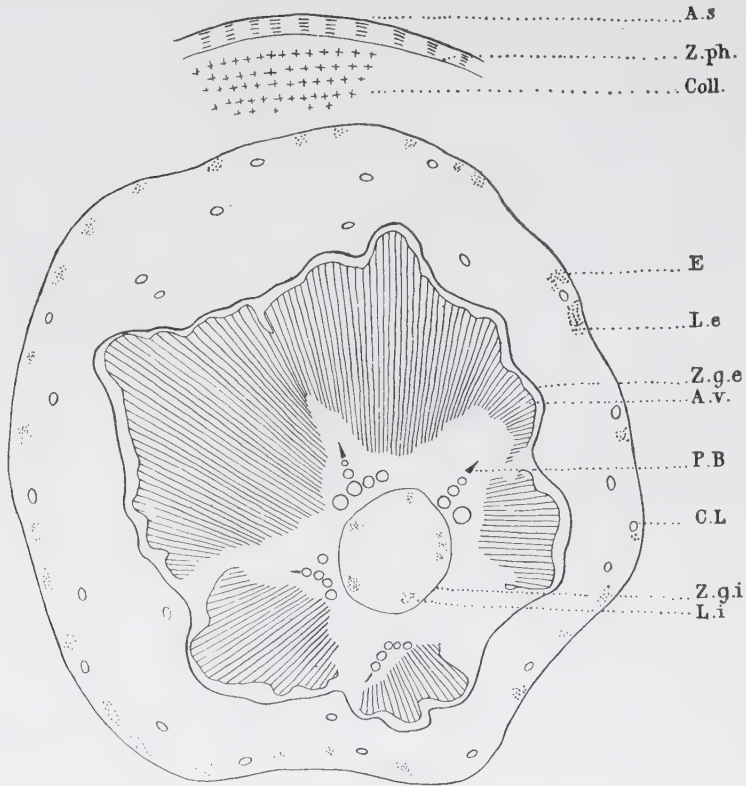


Fig. xxviii. — *C. arvensis*. L. Coupe transversale schématisée dans la racine d'une plantule âgée. A.s., assise subéreuse. Z.ph., zone phellogène. Coll., collenchyme. E., endoderme. L.e., liber externe. Z.g.e., zone génératrice externe. A.v., anneau vasculaire. P.B., pôle du faisceau xylémique primaire. C.L., cellule laticifère. Z.g.i., zone génératrice interne. L.i., liber interne.

rent et tombent (fig. xxviii). En dedans de l'assise génératrice du périderme se trouve le parenchyme cortical avec des méats intercellulaires. Avec l'âge les cellules corticales les plus externes se

transforment progressivement, de dehors en dedans, en collenchyme, qui se distingue par l'épaississement des parois et surtout par les arêtes longitudinales des cellules ; c'est pourquoi sur les coupes transversales les parois latérales sont plus minces que les angles.

L'existence des méats intercellulaires dans cette partie collenchymateuse dépend du degré d'épaississement des parois cellulaires. Les éléments corticaux sont tous bourrés de grains d'amidon et de cristaux d'oxalate de calcium.

Les cellules laticifères très abondantes sont situées sur deux à trois rangées concentriques dans toute l'épaisseur de l'écorce. L'assise la plus interne est l'endoderme formé de cellules allongées dans le sens tangentiel par suite de l'augmentation du diamètre du cylindre central.

Dans les racines très âgées il arrive que la subérisation s'étend sur toute l'épaisseur de l'écorce et même sur l'endoderme. Toutes ces parties mortifiées sont destinées à tomber.

Cylindre central. — L'assise péricyclique est homogène. Les groupes libériens externes (*L.e*) forment sur toute la périphérie du cylindre central de petits îlots qui sont écrasés par suite du développement du tissu secondaire. Vers le centre dans deux plans perpendiculaires se trouvent les faisceaux centripètes (*P.B.*) caractérisant la structure primaire de la racine. Ils sont entourés par un anneau ligneux d'épaisseur inégale, qui provient de la différenciation ultérieure du tissu secondaire engendré par l'assise génératrice interne, située entre cet anneau et les groupes libériens externes. Cette assise apparaît de bonne heure entre les faisceaux libériens et ligneux primaires sous forme de quatre arcs. La cellule péricyclique contre laquelle est appuyé le plus ancien vaisseau ligneux de chaque faisceau primaire fonctionne alors comme cellule génératrice et raccorde entre eux les arcs interfasciculaires. Il en résulte que les formations secondaires se disposent sur tout le pourtour du cylindre central. L'activité de cette assise est plus intense vers l'intérieur que vers l'extérieur. Vers l'extérieur il se forme un peu de parenchyme libérien et des tubes criblés. A la fin de la saison de

végétation active on trouve dans ce parenchyme des cristaux d'oxalate de Ca. Les cellules laticifères se trouvent à la fois dans les éléments libériens primaires et secondaires.

Vers l'intérieur de l'assise génératrice le tissu secondaire est plus développé ; il se différencie particulièrement pour donner les vaisseaux et les fibres ligneuses. Une partie de ce tissu reste à l'état parenchymateux entre les plages ligneuses.

L'assise génératrice libéro-ligneuse ne fonctionne pas d'une façon uniforme sur toute son étendue (fig. xxviii), il en résulte que la racine perd peu à peu sa symétrie.

A l'intérieur de l'anneau vasculaire se trouvent les faisceaux libériens internes (*L.i*) séparés de cet anneau par une autre assise génératrice qui ne donne naissance qu'à du liber interne secondaire.

VESQUE (1875) a nommé faux-cambium cette seconde assise génératrice intraligneuse ou pérимédullaire, car elle n'a qu'une activité unilatérale. Dans les racines âgées les parois cellulodiques minces de ces éléments libériens s'épaississent légèrement en collenchyme.

Convolvulus tricolor L.

Chez cette espèce annuelle l'assise phellogène manque. L'écorce possède un parenchyme lacuneux provenant comme chez *C. arvensis* de la déchirure des parois cellulaires dans le cylindre central : l'assise génératrice libéro-ligneuse normale fonctionne d'une manière uniforme et l'épaisseur de l'anneau vasculaire est partout presque égale. Les fibres ligneuses sont plus abondantes que chez le *C. arvensis* et les vaisseaux ligneux sont de calibres réduits. Au-dessous de cet anneau le liber interne a un développement limité et forme des petits groupes en face de chaque faisceau ligneux.

Le centre est occupé par la moelle.

Convolvulus cantabrica L.

L'écorce possède les mêmes caractères que chez *C. arvensis*. Dans le cylindre central l'anneau vasculaire est plus régulier

que chez *C. arvensis*. Les vaisseaux ligneux se présentent comme chez *C. tricolor*. Les fibres ligneuses abondantes, ont leurs parois épaissies de telle sorte que la lacune intracellulaire subsiste à peine. Les cellules laticifères nombreuses sont surtout présentes dans l'écorce et dans le tissu libérien primaire et secondaire.

Ipomea purpurea Roth.

Chez *I. purpurea* ainsi que chez les espèces exotiques annuelles à développement rapide, on trouve en général dans le cylindre central une lacune médullaire ; cela provient du fait que le parenchyme médullaire n'accompagnant pas la partie externe dans son développement, ses éléments se dissocient par déchirement.

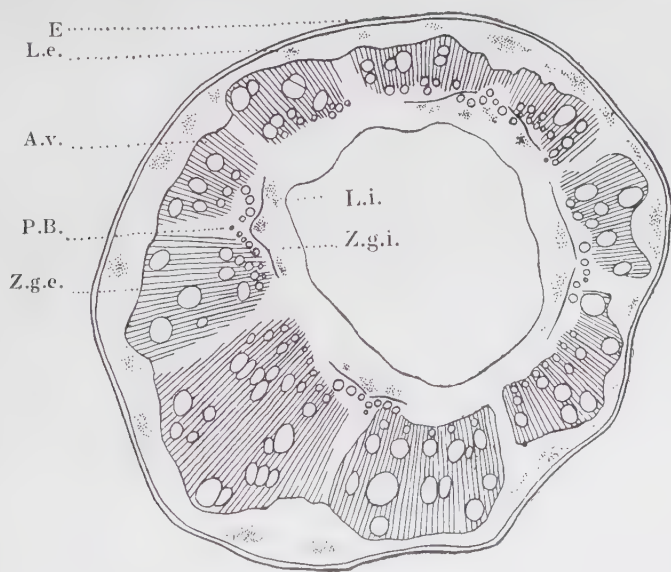


Fig. xxix. — *Ipomea purpurea* Roth. Coupe transversale schématisée dans la racine âgée. E, endoderme. L.e., liber externe. A.v., anneau vasculaire. P.B., pôle du bois du faisceau primaire. Z.g.e., zone génératrice externe. Z.g.i., zone génératrice interne. L.i., liber interne.



Chez *I. purpurea* le périderme est assez développé, le reste de l'écorce présente les caractères étudiés chez les espèces précédentes (fig. xxix, xxx).

Dans le cylindre central on aperçoit :

Le péricycle (*P*), qui n'est plus homogène ; certains de ses

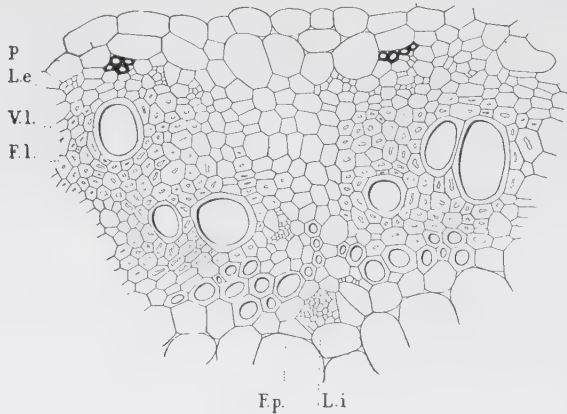


Fig. xxx. — *I. purpurea* Roth. Partie de la coupe précédente à plus grande échelle. *P*, éléments péricycliques sclérifiés. *L.e.*, liber externe. *V.l.*, large vaisseau secondaire. *F. l.*, fibre ligneuse. *F.p.*, faisceau du bois primaire. *L.i.*, liber interne.

éléments se sont sclérifiés pour former des fibres isolées. En contact avec cette assise se trouvent des groupes libériens externes (*L.e.*). Une assise génératrice fonctionnant presque uniquement du côté interne, engendre un tissu de nature secondaire qui se différencie en larges vaisseaux et en fibres ligneuses.

Cette assise ne fonctionne pas d'une façon régulière sur toute son étendue ; il en résulte que la racine à partir d'un certain degré de développement ne conserve plus la symétrie axile.

A l'intérieur de cet anneau on aperçoit les quatre faisceaux ligneux centripètes caractéristiques de la structure primaire de la

racine suivis par les groupes libériens internes (*L.i*), différenciés dans des cellules du parenchyme vasculaire secondaire.

Bientôt il se forme une deuxième assise génératrice entre les faisceaux primaires et les groupes libériens internes, fonctionnant exclusivement vers l'intérieur, pour donner naissance à des cellules qui participeront à l'accroissement du liber interne.

La moelle est formée de grosses cellules parenchymateuses, possédant des contours plus ou moins arrondis, avec des méats inter-cellulaires. Les cellules situées au centre se résorbent et donnent ainsi naissance à une lacune médullaire.



CHAPITRE IV.

TIGE ET RHIZOME.

A. — LA TIGE.

On entend par structure primaire d'une tige celle qu'elle présente immédiatement au-dessous de son bourgeon terminal, dans les premiers entre-nœuds en voie de croissance. Les premiers vaisseaux ligneux et libériens y sont déjà différenciés et la tige présente à ce niveau son diamètre minimum.

Convolvulus arvensis L.

Chez le *C. arvensis* l'apparition de l'assise génératrice interne et la différenciation des méristèmes correspondants sont hâtives. Dans une tige qui n'a pas encore un millimètre de diamètre l'assise génératrice est déjà en plein fonctionnement et on reconnaît les premiers éléments libériens et ligneux secondaires.

La tige présente sur toute sa longueur quatre côtés faiblement proéminents (fig. xxxii). Sur une coupe transversale faite dans la partie moyenne d'une tige de deux à trois mm. de longueur on distingue deux régions :

1° A la périphérie un tissu vert et tendre, l'écorce.

2° Au centre un cordon cylindrique, la stèle ou cylindre central.

1° *Ecorce*. — Elle comprend de l'extérieur vers l'intérieur (fig. xxxi) : un épiderme (*ep*), assise la plus externe, composé de cellules rectangulaires légèrement cutinisées sur leur face exposée à l'air ; muni du stomates. Un parenchyme cortical, formé de cellules parenchymateuses, disposées sur six ou sept assises plus ou

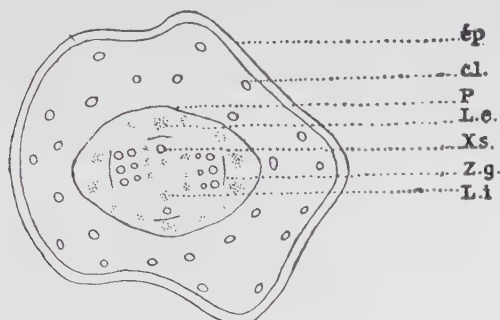


Fig. xxxi. — *Convolvulus arvensis* L. Coupe transversale schématisée, dans une tige très jeune. ép., épiderme. *cl.*, cellule laticifère. *P.*, péri-cycle. *L.e.*, liber externe. *Xs.*, vaisseau superposé. *Z.g.*, zone génératrice. *L.i.*, liber interne.

moins concentriques, laissant entre elles des méats. Les cellules sécrétrices (laticifères), nombreuses (*cl.*) sont situées suivant une ou deux lignes concentriques.

Un endoderme, assise la plus interne, entourant le cylindre central.

2° *Cylindre central*. — Sa section est plus ou moins elliptique. Le péri-cycle (*P.*) est constitué par une seule assise de cellules parenchymateuses. Les faisceaux libériens (*L.e.*) sont formés par de petits groupes disséminés et adhérents contre la face interne du péri-cycle ; les faisceaux ligneux sont au nombre de quatre, deux d'entre eux, situés sur le grand axe de l'ellipse, sont composés d'un nombre réduit de vaisseaux (7 à 9) répartis suivant deux ou trois lignes radiales. Les plus anciens qui sont les plus étroits regardent le centre, les plus récents avec le plus gros calibre sont en dehors. Les deux autres faisceaux ne renferment qu'un seul vaisseau. Ces

faisceaux sont en superposition avec des groupes libériens dont ils sont séparés par une zone génératrice (*Z.g.*). Cette zone fait le tour du cylindre central ; elle engendre de très bonne heure des cellules à parois tangentiellement parallèles. Le tissu secondaire ainsi cons-

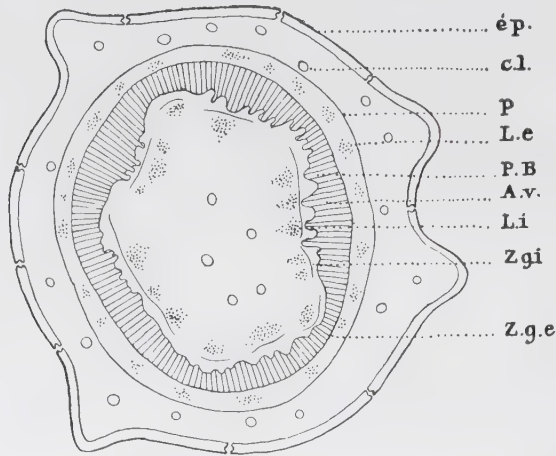


Fig. xxxii. — *C. arvensis* L. Coupe transversale schématisée, dans la tige d'une plante âgée. ép., épiderme. c.l., cellule laticifère. P., péricycle. L.e., liber externe. P.B., pôle du bois secondaire. A.v., anneau vasculaire. Li., liber interne. Z.g.i., zone génératrice interne. Z.g.e., zone génératrice externe.

titué est formé d'éléments à calibre plus réduit et à parois minces.

A l'intérieur, en face des vaisseaux ligneux se trouve le liber interne (*Li*) qui est apparu en même temps que les autres parties du tissu conducteur.

La moelle remplit les intervalles entre les faisceaux, et occupe le centre. Elle est formée par un parenchyme présentant des méats intercellulaires. Les cellules laticifères (*Cl*) se trouvent dans la moelle et dans le liber externe.

Sur une coupe transversale faite dans une tige de *C. arvensis* âgée, on constate la structure suivante (fig. xxxii, xxxiii) : Les

cellules des assises les plus externes de l'écorce ont épaissi leurs parois et se sont transformées en collenchyme. Le péricycle (*P.*) est formé par une seule assise qui n'est plus homogène. Certaines de ses cellules se sont sclérifiées pour donner soit des fibres isolées, soit des groupes de fibres placées surtout au contact des éléments libériens externes (*L.e.*). L'assise génératrice (*A.g.e.*) s'est cloisonnée tangentiellement pour donner naissance au tissu secondaire, mais

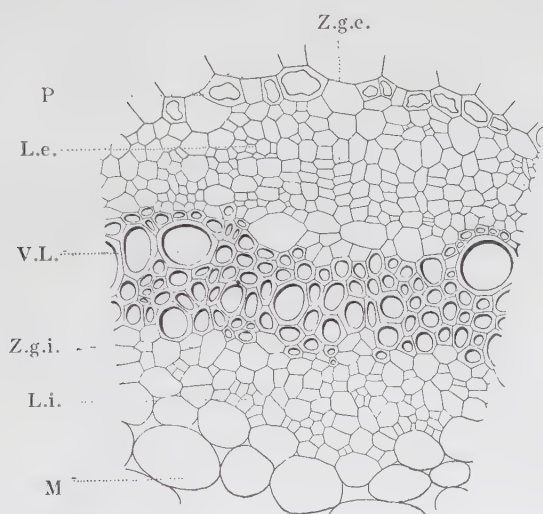


Fig. xxxiii. — *C. arvensis* L. Coupe transversale, partie de la coupe précédente à plus grande échelle. P., péricycle sclérifié. L.e., liber externe. V.L., large vaisseau ligneux. Z.g.i., zone génératrice interne. L.i., liber interne. M., moelle.

avec une activité plus intense vers l'intérieur que vers l'extérieur. L'anneau vasculaire qui a pris naissance, présente d'abord une épaisseur presque égale sur tout son pourtour, mais au cours du développement l'assise génératrice manifeste une tendance à fonctionner davantage suivant deux plans parallèles au grand axe du cylindre central. Les éléments qui se différencient au niveau des épaississements précédents forment des vaisseaux de large calibre.

Toutes les parties qui se trouvent en dehors de ces vaisseaux c'est-à-dire celles qui correspondent aux sillons externes seront repoussées vers l'extérieur. C'est ainsi que la tige âgée présente souvent un contour plus régulier. Le développement des vaisseaux est centrifuge. Les vaisseaux les plus étroits, les plus internes sont les plus anciens et disparaissent avec l'âge. Les vaisseaux les plus récents qui sont à l'extérieur ont des calibres démesurément larges.

Le liber interne (*L.i*) qui avait une localisation limitée en face des traces foliaires s'étend peu à peu avec l'âge, sur tout le pourtour du cylindre central. Bientôt une deuxième zone génératrice (*Z.g.i.*) apparaît entre le liber interne initial et l'anneau vasculaire ; elle donnera du liber secondaire interne sur toute son étendue.

Dans une plante âgée le liber interne est plus développé que le liber externe. Il renferme les mêmes éléments que le liber externe et de plus des cellules grillagées. La moelle est formée de cellules parenchymateuses avec méats. Les cellules laticifères y sont abondantes.

La structure de la tige des autres espèces du genre *Convolvulus* que j'ai étudiées ne présente pas de grandes différences avec celle de *C. arvensis*. L'anneau vasculaire régulièrement constitué à une forme circulaire chez *C. tricolor* et *C. cantabrica*, tandis qu'il est triangulaire avec des angles arrondis chez *C. soldanella*. Chez *C. cantabrica* et *C. tricolor*, les cellules de l'assise épidermique se recouvrent d'une couche plus épaisse de cuticule et portent chacune un poil long et simple, mais à parois épaisses.

Ipomea purpurea Roth.

Dans cette espèce l'épiderme est formé par une assise légèrement cutinisée qui porte des poils. Dans le cylindre central les éléments du péricycle se sont sclérifiés (fig. xxxiv, xxxv) pour former des fibres étroites. Les vaisseaux ligneux se différencient dans le sens centrifuge, mais en nombre réduit dans les régions qui correspondent aux traces foliaires.

À la suite de cloisonnements répétés, la zone génératrice (*Z.g.e*)

augmente l'épaisseur des tissus secondaires, dont les éléments internes se différencient en vaisseaux et en fibres ligneuses. Lorsque l'anneau ligneux a atteint une certaine épaisseur on voit se former, en deux régions diamétralement opposées, des vaisseaux de très

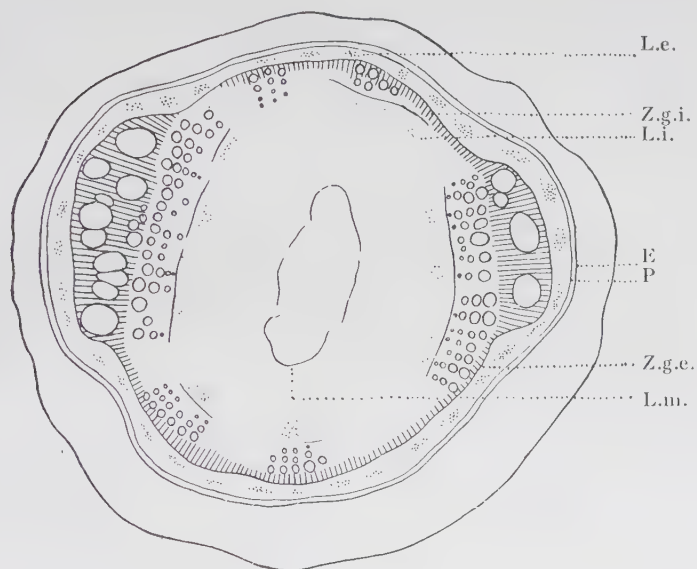


Fig. xxxiv. — *Ipomea purpurea* Roth. Coupe transversale schématisée, dans la tige d'une plante âgée. L.e., liber externe. Z.g.i., zone génératrice interne. L.i., liber interne. E., endoderme. P., péricycle. Z.g.e., zone génératrice externe. L.m., lacune médullaire.

large calibre qui refoulent vers l'extérieur tous les éléments périphériques.

Le liber interne (L.i), localisé tout d'abord en face des faisceaux, s'étend ensuite sur tout le pourtour de la moelle. Entre les plages libériennes internes et les faisceaux ligneux apparaît une deuxième zone génératrice (Z.g.i) qui produit exclusivement des éléments

libériens analogues à ceux du liber externe ; les cellules grillagées y sont plus nombreuses avec des perforations nettement visibles.

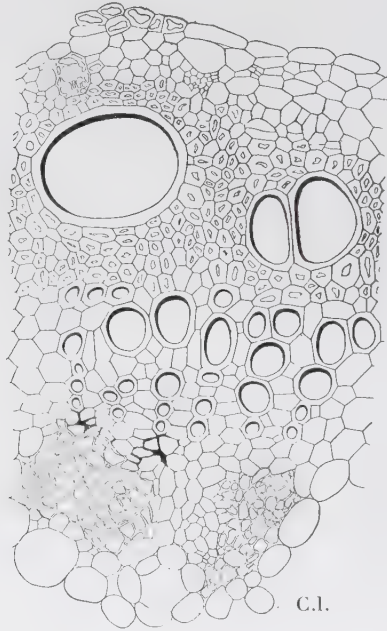


Fig. xxxv. — *I. purpurea* Roth. Fragment grossi de la coupe précédente.
C.L., cellule laticifère.

La structure de la tige de *I. nil* et de *I. bona-nox* est identique à celle de *I. purpurea*.

B. — LE RHIZOME.

Le *Convolvulus tricolor* et les diverses espèces exotiques étudiées sont des plantes annuelles. Par contre *C. arvensis*, *C. soldanella*, *C. cantabrica* et *C. sepium* sont vivaces. Elles possèdent un rhizome bien développé. Au commencement de la belle saison, les tiges aériennes apparaissent sur un point quelconque du rhizome.

La structure du rhizome diffère peu de celle de la tige.

Chez *C. arvensis*, se trouve à l'extérieur un épiderme bien développé, formé de la même manière que dans la racine. Les cellules parenchymateuses corticales, lacuneuses, sont gorgées de grains d'amidon et de cristaux d'oxalate de calcium. Le péricycle s'est sclérifié. Il renferme des fibres étroites groupées ou isolées. L'anneau vasculaire incomplet n'a pas la même épaisseur sur toute son étendue ; il présente à l'intérieur du liber interne et du parenchyme médullaire, mais ce dernier disparaît au centre pour donner une lacune médullaire.

Chez *C. soldanella*, l'écorce possède les mêmes caractères que chez *C. arvensis*. L'anneau vasculaire (fig. xxxvi), incomplet comme

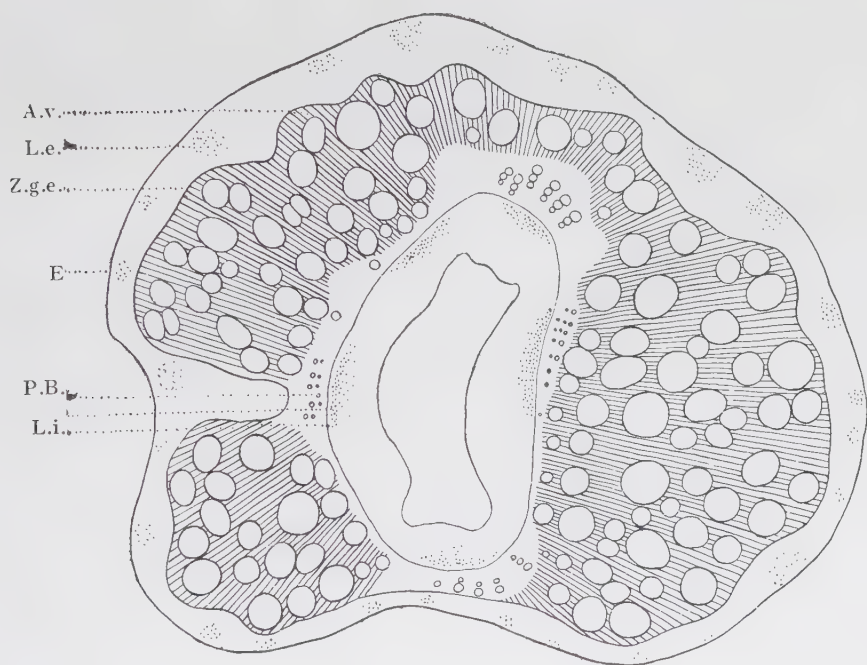


Fig. xxxvi. — *Convolvulus soldanella*. L. Coupe transversale schématisée, dans le rhizome. A.v., anneau vasculaire. L.e., liber externe. Z.g.e., zone génératrice externe. E., endoderme. P.B., pôle du bois secondaire. Z.g.i., zone génératrice interne. L.i., liber interne.

chez *C. arvensis*, a une épaisseur très inégale. Dans certaines régions, il est très épais, tandis que dans d'autres il est étroit ou même interrompu par suite d'un défaut de différenciation du méristème en bois secondaire. Dans ces régions on ne trouve que quelques vaisseaux superposés de faible calibre. Le liber externe ne possède pas partout la même épaisseur, il est plus développé en face des plages épaisses de l'anneau vasculaire.

Observations complémentaires sur la structure secondaire. — Trois régions distinctes deviennent des centres de multiplication augmentant le diamètre de la racine et de la tige :

1° L'assise subéreuse de la racine se cloisonne un certain nombre de fois pour donner le périderme.

2° Un centre important de multiplication cellulaire est localisé entre les fascicules libériens normaux et les faisceaux ligneux primaires (c'est le cambium normal de la tige et de la racine).

3° Une troisième zone génératrice apparaît entre les éléments ligneux et les groupes libériens internes.

En même temps que la racine et la tige s'épaississent, des modifications progressives, d'ordre morphologique ou chimique, se produisent dans les divers tissus. Le périderme se subérise de l'extérieur vers l'intérieur pour la protection de la plante ; les cellules parenchymateuses corticales se transforment en collenchyme et par conséquent jouent un rôle de renforcement ; enfin dans l'anneau vasculaire une partie des éléments se lignifie pour augmenter le nombre des vaisseaux conducteurs, et une autre partie se transforme en fibres ligneuses venant compléter le rôle mécanique du collenchyme.

De plus, chez certaines espèces grimpantes l'assise génératrice libéro-ligneuse ne fonctionne pas d'une façon uniforme sur toute son étendue ; il en résulte que la structure des axes végétatifs cesse bientôt de présenter une symétrie axile. Ce caractère semble d'ailleurs fréquemment en relation avec le mode de vie de la plante ; on sait en effet que certains physiologistes de l'école allemande, en particulier WESTERMAIER et ANNBRONN ont insisté sur les anomalies

histologiques des plantes grimpantes ; leurs considérations intéressent même le diamètre des vaisseaux ligneux et l'architecture des éléments libériens.

C'est pourquoi, à titre comparatif avec les travaux de ces auteurs, nous donnons ci-après les dimensions des vaisseaux secondaires de la tige de quelques espèces étudiées :

<i>C. tricolor</i>	30 μ
<i>C. cantabrica</i>	36 μ
<i>C. arvensis</i>	100 μ
<i>C. soldanella</i>	170 μ
<i>C. sepium</i>	190 μ
<i>Ipomea purpurea</i>	80 μ
— nil	95 μ
— bona-nox	130 μ
— leari	260 μ (son vaisseau devient

visible à l'œil nu).

D'après ce tableau, nous voyons en effet que chez *C. tricolor*, seule espèce dressée qui ne dépasse pas 50 cm. de long, le vaisseau n'a que 30 μ de largeur, tandis que chez les autres espèces grimpantes, le calibre des éléments ligneux est d'autant plus fort que la tige atteint une hauteur plus élevée.

Les tubes criblés du liber interne, possèdent un diamètre assez grand et les perforations de leurs cloisons transversales sont facilement visibles.

CHAPITRE V

LA FEUILLE.

Dans sa thèse sur le Pétiole des Dicotylédones, L. PETIT (1887) a étudié le pétiole chez *C. arvensis*, *C. sepium*, *Ipomea batatas*.

CHERMEZON (1910) a signalé les caractères anatomiques de *C. soldanella* et *Cressa cretica*.

Convolvulus arvensis L.

J'examinerai d'abord les caractères anatomiques dans la feuille de *Convolvulus arvensis* ; elle est composée d'un pétiole et d'un limbe simple, en fer de lance avec nervation pennée. La nervure principale, prolongement du pétiole, donne les ramifications secondaires et tertiaires et se termine par une courte pointe saillante (mucron).

A. — *Le pétiole*, détaché latéralement de la tige, n'a pas d'endoderme ni de péricycle sur la face supérieure ou antérieure. Il est symétrique par rapport à un plan vertical. Il est convexe sur sa face postérieure, concave sur la face supérieure et contient une nervure médiane inférieure et deux nervures latérales supérieures.

Sur une coupe transversale on trouve de l'extérieur vers l'intérieur à partir de la face postérieure :

Un épiderme formé de cellules rectangulaires dont les parois externes sont cutinisées.

Un collenchyme composé de deux à trois assises. Ce collenchyme s'épaissit dans la partie postérieure du plan médian et dans les deux angles de la face antérieure.

Un parenchyme cortical plus développé dans la partie antérieure ; il est formé par des cellules disposées sur plusieurs assises avec des méats ; il contient des cellules laticifères.

L'endoderme recouvre seulement les nervures par la face postérieure. La nervure médiane renferme un péricycle formé de petites cellules adhérentes aux cellules de l'assise endodermique et qui disparaissent avec ce dernier à la partie antérieure.

Le liber externe est en petits îlots accolés aux éléments péricycliques.

Les vaisseaux ligneux, séparés du liber par une zone génératrice, sont disposés suivant des lignes radiales, dans le sens centrifuge, et sont séparés par des rayons médullaires secondaires. Les vaisseaux primaires se sont résorbés et leur emplacement est occupé par des traces ligneuses, qui bientôt seront remplacées par du parenchyme.

Le liber interne est formé de petits groupes disséminés à la partie antérieure de la nervure médiane dans tout le tissu secondaire.

Les nervures latérales sont séparées de la nervure médiane par le parenchyme cortical qui les entoure. Elles ont la même structure que la nervure principale.

B. — *Le limbe*. Les deux nervures latérales traversent le pétiole et arrivent à la partie basilaire du limbe où elles se ramifient un certain nombre de fois pour donner la nervation de la partie basilaire du limbe. La nervure principale traverse au contraire toute la longueur du limbe et donne sur son parcours les nervures secondaires qui se ramifient également pour former un réseau. La structure de ces nervures secondaires est la même que celle des nervures qui leur donnent naissance. Mais à mesure qu'elles deviennent plus étroites elles perdent leur liber interne ; les mailles du réseau sont

comblées par des cellules parenchymateuses superposées en six à sept assises correspondant à l'épaisseur presque totale de la feuille. Du côté supérieur les cellules sont cylindriques, serrées perpendiculairement à la surface et riches en chlorophylle ; c'est le parenchyme palissadique, recouvert par une assise épidermique dont la face externe est cutinisée. Du côté inférieur du limbe se trouve le parenchyme lacuneux plus ou moins irrégulier et limité par un épiderme stomatifère. Sur le trajet de la nervure principale le parenchyme environnant se différencie en collenchyme aussi bien sur la face antérieure que sur la face postérieure.

Convolvulus cantabrica L.

Plante vivace de la garigue, dont la feuille est pubescente comme la tige, et très étroite. La nervure médiane est saillante à la face postérieure. Les cellules de l'assise épidermique ont des parois épaissies et fortement cutinisées à l'extérieur ; un certain nombre d'entre elles portent des poils longs et rigides. Les stomates sont relativement peu nombreux. Le tissu parenchymateux entoure l'arc vasculaire libéro-ligneux ; il forme de sept à huit assises à la partie postérieure et quatre à cinq assises à la partie supérieure de la nervure médiane. Les assises situées au-dessous de l'épiderme ont des parois épaisses et ont tendance à devenir collenchymateuses.

Les cellules laticifères sont disséminées dans les éléments du tissu parenchymateux dont quelques-uns contiennent des cristaux d'oxalate de calcium.

La cutinisation de la membrane externe de l'épiderme, ainsi que l'épaississement des parois de l'assise épidermique et des assises sous-jacentes sont des caractères en rapport avec l'adaptation de cette espèce à la sécheresse.

Convolvulus soldanella L.

Plantes vivaces des plages, occupant une zone étroite. La feuille est charnue. Les cellules épidermiques ont une membrane externe peu cutinisée ; les stomates y sont plus abondants et peu enfoncés.

Les cellules du tissu parenchymateux ont des parois minces avec des méats intercellulaires.

Ipomea nil Roth.

L'épiderme est velu et légèrement cutinisé, le tissu parenchymateux a de minces parois ; il prolifère en donnant une saillie située sur la nervure médiane du côté de la face supérieure.

Observations générales. — En somme, bien que, dans leurs traits généraux, les feuilles des espèces précédentes présentent une analogie structurale, leur étude comparative détaillée laisse apparaître cependant un certain nombre de caractères dissemblables. Les plus intéressantes de ces différences concernent surtout l'adaptation de la plante au milieu ambiant et sont, par conséquent, de nature écologique.

Ainsi le *Convolvulus cantabrica*, hôte fidèle des garigues languedociennes, offre des particularités d'ordre morphologique (réduction de la surface foliaire, développement des poils) et d'ordre anatomique (cutinisation périphérique, épaissement collenchymateux des assises sous-jacentes, dissimulation des stomates), en rapport avec la réduction de la transpiration chez les végétaux xérophiles.

Dans le *Convolvulus sepium*, espèce vivace des fossés et stations humides, la feuille possède les caractères usuels de la végétation hygrophile de l'Europe tempérée, tandis que chez le *C. soldanella*, localisé dans les sables du littoral, la consistance et l'épaisseur des feuilles plus ou moins charnues représentent un des caractères les plus fréquemment réalisés dans les organes aériens des végétaux halophiles.

CHAPITRE VI.

LIBER INTERNE.

HISTORIQUE.

HARTIG (1851) a mis en évidence que dans toutes les plantes vasculaires l'élément caractéristique du liber est le tube criblé.

En 1854 il a signalé pour la première fois la présence du liber interne dans les faisceaux de *Cucurbita pepo*.

Après lui divers savants ont indiqué l'existence de ce tissu dans quelques autres familles.

VESQUE (1875) a montré que son origine peut être assez diverse ; c'est lui qui a signalé pour la première fois son existence chez les Convolvulacées.

DE BARY (1876) a confirmé les observations de VESQUE sur le liber interne, et a donné le nom de faisceaux bicollatéraux à tous les faisceaux ayant un liber externe et un liber interne d'origine procambiale.

GÉRARD (1881) a admis que chez quelques familles à double liber (cucurbitacées, solanées), il y aurait une dépendance entre le liber externe et le liber interne. Pour lui le liber interne ne serait qu'une partie du liber externe.

PETERSEN (1882) partage l'opinion de DE BARY sur le faisceau ; il admet chez *Lythrum salicaria* une origine commune du liber

interne et du liber externe, mais il n'a pas pu délimiter précisément la moelle de l'anneau vasculaire. Chez *Oenothera odorata* et *Campanula latifolia*, il se borne à signaler seulement que le liber interne se rapproche plutôt des faisceaux que de la moelle.

Jusqu'en 1885 le terme de faisceau bicollatéral a été maintenu par plusieurs auteurs.

HÉRAIL (1885) étudiant diverses anomalies de la structure des tiges chez les Dicotylédones, s'exprime de la manière suivante :

« J'ai étudié le liber interne dans toutes les familles où on l'a observé jusqu'ici ; je me suis partout attaché au développement, et cette étude me contraint à rejeter l'expression de bicollatéral de M. De Bary qui ne me paraît guère devoir être conservée que pour une seule famille, celle des Cucurbitacées. »

Il a admis qu'un faisceau bicollatéral est celui où le liber interne se différencie non seulement dans le même faisceau procambial, mais encore plus ou moins simultanément avec les autres parties du faisceau.

Pour lui c'est seulement dans la famille des Cucurbitacées que le liber interne et le liber externe proviendraient du procambium ; partout ailleurs, le liber interne proviendrait du cloisonnement du parenchyme médullaire, il serait donc d'origine médullaire. Dans les Convolvulacées il donne comme exemple la tige de *Ipomea cordigera*.

LIGNIER (1887) faisant une étude anatomique des organes végétatifs dans les familles des Mélastomacées, Myrtacées et Calycanthacées, signale que chez les Mélastomacées le liber interne provient en partie des cellules les plus intérieures du faisceau libéro-ligneux et en partie des cellules contiguës, tandis que chez les Myrtacées le liber interne prend naissance de l'anneau vasculaire.

LAMOUNETTE (1891) a étudié l'origine du liber interne non seulement dans la tige, mais encore dans toutes les parties de la plantule et dans la feuille, il a partagé l'opinion d'HÉRAIL sur l'origine médullaire du liber interne. Il a cherché à fixer la limite entre le parenchyme médullaire et le procambium destiné à fournir le bois et le liber externe primaires. « Cette délimitation, dit-il, n'offre

pas de difficultés, en général, car outre que les premiers vaisseaux spiralés se différencient à la limite interne du procambium dans la tige et la limite supérieure de ce même tissu dans les organes appendiculaires, les cellules procambiales, par leur petitesse et la rapidité de leurs cloisonnements, se distinguent nettement des cellules parenchymateuses voisines, plus grandes, à parois plus épaisses, et dont les cloisonnements sont moins accentués, du moins tant qu'elles ne forment pas du tissu libérien ».

D'après lui la différenciation du premier tube criblé et de la première trachée est un indice pour délimiter le faisceau procambial aussi bien vers l'extérieur que vers l'intérieur. Tout le méristème situé en dehors de cette limite représente donc l'écorce ou la moelle.

C'est ainsi qu'il n'avait aucune difficulté à définir avec certitude le lieu de la formation du phloème interne.

En effet chez tous les représentants des nombreuses familles qu'il a étudiées le phloème interne se différencie hors des trachées, par des cloisonnements de cellules qu'il reconnaissait d'avance comme appartenant à la moelle.

FLOT (1893) a cherché histologiquement à l'aide des coupes longitudinales la limite entre les différentes régions de la tige. Prenant comme point de départ la théorie déjà émise par Russow (1872) et d'autres, suivant laquelle les divers tissus primaires ne proviennent toujours que de couches bien définies du méristème primitif, il arrive aux conclusions suivantes :

Le sommet de la tige est représenté par des cellules initiales ayant la propriété de se cloisonner activement pour engendrer cinq assises distinctes :

Une formera l'épiderme, deux donneront l'écorce, deux engendreront le cylindre central.

Les initiales du cylindre central fourniront :

Par des cloisonnements latéraux le méristème vasculaire (méristème de Russow).

Par des cloisonnements de la partie basilaire de l'initiale inférieure le conjonctif central.

FLOT a résumé ses résultats dans le tableau suivant :

Plérome (Hanstein)	Méristème (Russow) ou Méristème vasculaire	Desmogène (Russow)	péricycle	Faisceaux libéro- ligneux
		Conjonctif externe (Flot)	rayons	
	Endostème (Russow)	Conjonctif central (Flot)	Zone péri- médullaire	
			central parenchyme	
			Moelle (Van Tieghem)	
				Conjonctif (Van Tieghem)

La moelle, comprendra donc deux régions bien distinctes : l'une externe provenant des segments latéraux des initiales et qui a reçu différents noms, (étui médullaire, zone périmédullaire) ; l'autre interne, donnée par des segments basilaires de l'initiale inférieure ; conjonctif central. Cette zone périmédullaire devient le siège de certaines productions : dans le cas le plus simple elle peut rester parenchymateuse. Dans quelques familles, quelques éléments de cette zone se différencient indépendamment du méristème vasculaire primitif, pour donner des groupes criblés ou des groupes cribro-vasculaires.

Ainsi FLOT arrive à des résultats opposés à ceux de LAMOUNETTE.

BARANETZKY (1900), dans son travail sur les faisceaux bicollatéraux, a étudié quelques familles et bien sommairement deux espèces de la famille des Convolvulacées (*Operculina tuberosa* et *Convolvulus arvensis*) ; il n'admet pas la conception de FLOT, combat la théorie de RUSLOW et HANSTEIN et il donne les résultats suivants :

« Les faisceaux bicollatéraux n'existent pas ; les vaisseaux de

phloème situés chez plusieurs Dicotylédones, en dedans de l'anneau normal des faisceaux vasculaires ou des faisceaux séparés de cet anneau, représentent des faisceaux autonomes, capables de s'épaissir par l'activité d'un propre cambium unilatéral ».

Et à la fin il conclut :

« En comparant mes observations ci-dessus exposées avec celle des auteurs précédents, on ne manquera pas de découvrir la source de la discordance de ces derniers. Presque tous les auteurs précédents sont partis de la même proposition qu'avec la première ébauche de l'anneau formatif au milieu de méristème uniforme du point végétatif, la limite entre cette zone active d'une part et celle de la moelle d'autre part est déjà définie.

Cependant mes recherches prouvent qu'une telle limite n'existe point..... Toujours donc, comme je l'ai montré plus haut dans la majorité des cas la transition entre l'anneau formatif et la future moelle est tout à fait insensible ».

Enfin M. JEAN (1927) a nié catégoriquement l'origine médullaire du liber interne. D'après lui l'origine pérимédullaire ne peut être appliquée que pour la tige à l'exception des organes appendiculaires.

Il partage l'opinion de DE BARY sur la bicollatéralité des faisceaux et admet que le liber interne fait partie des faisceaux au même titre que le liber externe.

En résumé il y a une très grande diversité d'opinions sur l'origine du liber interne.

Tandis que DE BARY, PETERSEN, VESQUE, etc. considèrent le liber interne comme partie intégrante du méristème vasculaire, HÉRAIL et LAMOUNETTE s'y opposent et donnent au liber interne une origine médullaire. Pour FLOT le liber interne se différencie dans une région tout à fait indépendante de la moelle et de l'anneau vasculaire (région pérимédullaire), et enfin pour BARANETZKY le liber interne représente des faisceaux autonomes et indépendants. En présence de ces divergences, il nous a paru nécessaire de reprendre l'étude du développement du liber interne, pour essayer de déterminer les rapports exacts de ce dernier avec les autres tissus aussi bien dans

les plantules d'âges divers, que dans la tige et ses organes appendiculaires.

A. — LIBER INTERNE DANS LA RADICULE ET LA TIGE HYPOCOTYLÉE.

LAMOUNETTE (1891) a étudié l'origine du liber interne dans le passage de la racine à la tige chez deux espèces de Convolvulacées. *Convolvulus tricolor*, *Ipomea leucantha*.

JEAN (1927) a aussi étudié ce tissu dans la même partie de la plantule chez *C. tricolor* et *Ipomea volubilis*.

Ipomea purpurea Roth.

Nous avons étudié le passage de la racine à la tige sur cinq plantules d'âges différents. Le liber interne, comme nous l'avons vu, (voir p. 29) ne se développe pas en même temps que les vaisseaux ligneux et libériens externes; il se différencie plus tardivement. C'est ainsi que les trois plantules les plus jeunes (A, B, C) étaient complètement dépourvues de toute trace de ce tissu, et que la plantule D possédait du liber interne seulement au sommet de son axe. Ce tissu se propage ensuite progressivement, suivant l'âge, de bas en haut dans les cotylédons et de haut en bas dans l'axe. Dans la plantule E, plus âgée que la plantule D, les cotylédons possèdent du liber interne à leur base, mais il n'y a aucune trace de ce dernier près du sommet. L'axe hypocotylé dans cette plantule nous a montré la présence de ce liber à un niveau plus inférieur que dans la plantule D. Pour observer le liber interne dans toute l'étendue de l'axe et des cotylédons, il faut s'adresser à des plantules plus âgées.

J'ai précédemment signalé (p. 28, 29) qu'un tissu de nature conjonctive s'interposait entre les éléments des faisceaux vasculaires et que quelques-unes de ces cellules se différenciaient en liber interne. On peut admettre avec JEAN (1927) que ce sont des cellules procambiales ayant la même valeur que celles différenciées primitivement en bois ou en liber externe.

De plus dans la partie de mon texte consacrée à l'étude du développement de la plantule, j'ai déjà expliqué l'activité hâtive de l'assise génératrice. De bonne heure, avant l'apparition du liber interne, on aperçoit au sommet de la tige hypocotylée et dans les cotylédons, entre le liber externe et les vaisseaux ligneux, les cloisonnements tangentiels et parallèles dans un certain nombre de cellules.

Cette remarque permet de penser que les cellules parenchymateuses qui s'interposent entre les éléments des faisceaux vascu-

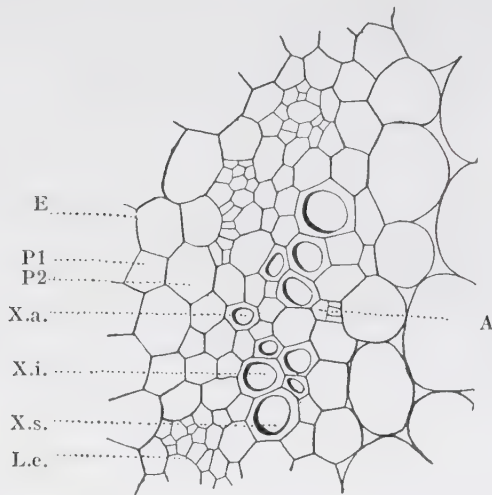


Fig. xxxvii. — *Ipomea purpurea* Roth. Coupe transversale au sommet de la tige hypocotylée. Même légende. En A, différenciation du liber interne dans une cellule contiguë d'un vaisseau ligneux.

lares proviennent de la division d'une ou deux cellules de l'assise cambiale, pour remplacer les premiers vaisseaux alternes et intermédiaires transitoires. Dans ce cas le liber interne ne se forme qu'aux dépens des éléments secondaires ; par conséquent il est d'origine cambiale et se développera à mesure que la plantule grandira. Seulement comme, au début, l'activité de cette assise généra-

trice est lente, on est tenté de donner aux cellules intercalaires une origine procambiale. Le liber interne commence à apparaître dans les deux faisceaux intercotylédonnaires qui présentent une évolution plus rapide. Ainsi dans la fig. XIII, nous avons observé que le liber interne est apparu tout d'abord dans une cellule séparée des vaisseaux alternes en voie de résorption par une assise de cellules possédant la forme et les dimensions de celles des éléments vasculaires.

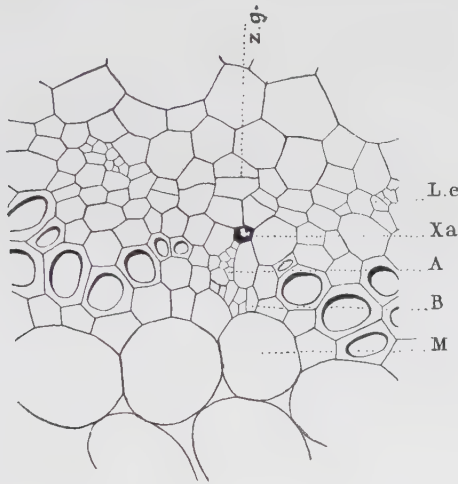


Fig. xxxviii. — *I. purpurea* Roth. Coupe transversale au sommet de l'axe hypocotylé d'une plantule plus âgée, montre la différenciation du liber interne à l'intérieur de deux cellules A, B.

La cellule dans laquelle se fait la différenciation du liber interne est souvent en contact direct avec des vaisseaux ligneux.

C'est ainsi qu'une coupe pratiquée près du sommet de la tige hypocotylée (fig. xxxvii) nous montre :

La première trachée primaire (*X.a*) isolée des deux restes du faisceau par un tissu intercalaire. Les cellules de ce tissu sont polygonales, sans méats intercellulaires, avec des parois plus minces

que celles de la partie médullaire. L'ensemble de ces caractères fait rattacher ces cellules aux éléments de l'anneau vasculaire non différenciés, par conséquent d'origine procambiale. L'une d'entre elles (A) qui est en contact direct d'un vaisseau ligneux intermédiaire est devenue le siège de la différenciation du liber interne.

Une coupe pratiquée au sommet d'une plantule plus âgée que la plantule E (fig. xxxviii), nous présente :

Au-dessous de l'endoderme, le péricycle dédoublé s'est cloi-

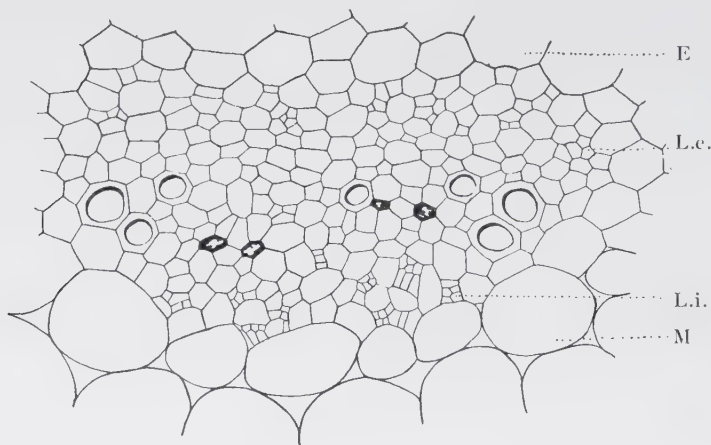


Fig. xxxix. — *I. purpurea* Roth. Coupe transversale au sommet de la tigelle d'une plantule encore plus âgée. Elargissement de la plage vasculaire aux dépens de la zone génératrice ; apparition du liber interne (L.i.) à l'intérieur de plusieurs cellules du tissu secondaire.

sonné et participe au jeu de l'assise génératrice. Le tissu intercalaire détache des deux côtés le premier vaisseau alterne, presque résorbé, du reste du faisceau et achève de s'interposer entre les éléments vasculaires et le parenchyme médullaire. Ce tissu est formé de cellules présentant les mêmes caractères morphologiques que celles de l'anneau vasculaire. Le liber interne s'est formé à l'intérieur de deux cellules dont l'une (A) est en contact avec le premier

vaisseau alterne, et l'autre (B) intérieurement, avec une cellule du parenchyme médullaire.

Le même niveau, mais dans une plantule encore plus âgée (fig. xxxix) nous montre que la plage vasculaire, élargie par suite des cloisonnements longitudinaux, s'est enfoncée vers l'intérieur. Tous les éléments de cette plage possèdent des caractères morphologiques communs (forme, dimensions, absence de méats, parois minces), qui permettent de délimiter aussi franchement cette région du côté de l'assise endodermique que du côté de la moelle, de la considérer sans hésitation comme un tissu néoformé aux dépens du cambium, et par conséquent, de nature secondaire. Dans cette partie méristématique les premiers vaisseaux alternes et intermédiaires se sont résorbés et on n'y voit que les vaisseaux ligneux superposés primaires ou secondaires. Le liber interne s'est différencié davantage et s'est étendu dans toute l'épaisseur du parenchyme vasculaire secondaire ; on le rencontre soit dans les cellules qui touchent le parenchyme médullaire soit dans celles qui occupent le milieu de cet anneau. Les groupes libériens internes qui se trouvaient primitivement plus ou moins en contact avec les premiers vaisseaux primaires, par suite de ce développement du parenchyme vasculaire, sont plus éloignés et refoulés vers l'intérieur.

Convolvulus arvensis L.

Dans le passage de la racine à la tige nous avons observé également la présence d'un tissu s'interposant dans les faisceaux vasculaires comme chez *Ipomea purpurea*.

A un moment donné une ou deux cellules de ce tissu se différencient en liber interne. Ces cellules possèdent les mêmes caractères morphologiques, et présentent le même rapport avec les vaisseaux ligneux que ceux signalés dans l'espèce précédente. Le liber interne apparaît d'abord au sommet de l'axe hypocotylé et progresse ensuite de bas en haut dans les cotylédons et de haut en bas dans la tigelle. Nous avons remarqué que l'apparition et la progression de ce liber interne étaient plus précoces dans la plantule de cette espèce que dans celle de *Ipomea purpurea*.

Convolvulus sepium L.

Comme chez les espèces précédentes le liber interne apparaît d'abord dans les faisceaux intercotylédonnaires.

Une coupe pratiquée près du sommet de l'axe hypocotylé (fig. XL) nous montre :

En dedans de l'endoderme, une assise péricyclique en contact

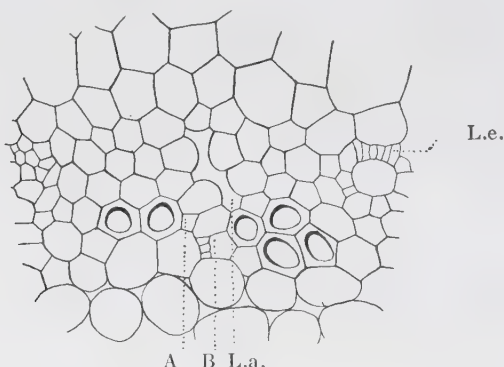


Fig XL. — *Convolvulus sepium* L. Fragment de coupe transversale près du sommet de l'axe hypocotylé, apparition du liber interne à l'intérieur de deux cellules A, B, au contact immédiat des vaisseaux ligneux. L.a., lacune provenant de la disparition totale des vaisseaux alternes.

avec les faisceaux libériens externes (*L.e*) et les faisceaux ligneux.

Dans le faisceau ligneux intercotylédonnaire on constate que les vaisseaux alternes ont complètement disparu laissant une lacune (*l*) ; le reste du faisceau est composé de vaisseaux à disposition intermédiaire.

Entre deux vaisseaux intermédiaires des deux branches du faisceau vasculaire se trouvent deux cellules qui attirent l'attention :

La plus intérieure (*B*) située au contact immédiat d'un vaisseau ligneux du côté droit, porte des cloisonnements internes qui marquent le début de la formation du liber interne. Cette cellule poly-

gonale, à parois minces, imitant les caractères du méristème vasculaire est intérieurement en contact avec deux cellules à parois plus ou moins arrondies qui présentent des méats intercellulaires avec les cellules voisines, et qui semblent être des cellules médullaires.

La plus externe (A) située entre les deux vaisseaux intermédiaires lignifiés, porte intérieurement une cloison qui marque probablement un début de la formation du liber interne, mais à un stade plus jeune que la précédente, dont elle possède les caractères morphologiques ; ces deux cellules se rattachent donc probablement aux éléments du procambium.

Sur une coupe faite à un niveau un peu plus élevé, dans le faisceau cotylédonnaire (fig. xli) on aperçoit :

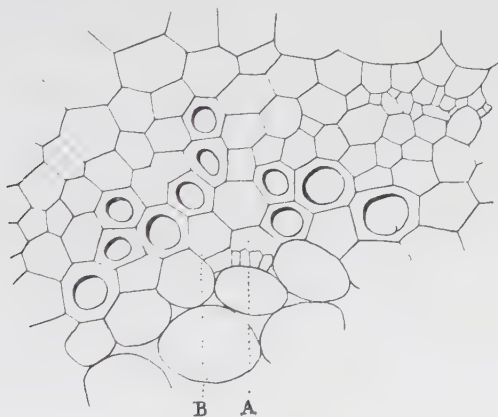


Fig. xli. — *C. sepium* L. Fragment de coupe transversale au sommet de la tige hypocotylée : différenciation du liber interne en dedans de deux cellules A et B en contact avec les vaisseaux ligneux.

Le faisceau ligneux coupé en deux branches par une série de cellules cloisonnées toutes dans le même sens. Entre les vaisseaux intermédiaires se trouvent deux cellules (A et B) dans lesquelles commence à apparaître le liber interne.

Ces deux cellules sont latéralement en contact avec les vaisseaux ligneux, et vers l'intérieur avec les éléments nettement médullaires.

Sur une coupe faite près du sommet d'une plantule plus âgée (fig. XLII), la structure anatomique d'un faisceau cotylédonnaire nous montre :

La présence d'un certain nombre de cellules conjonctives non

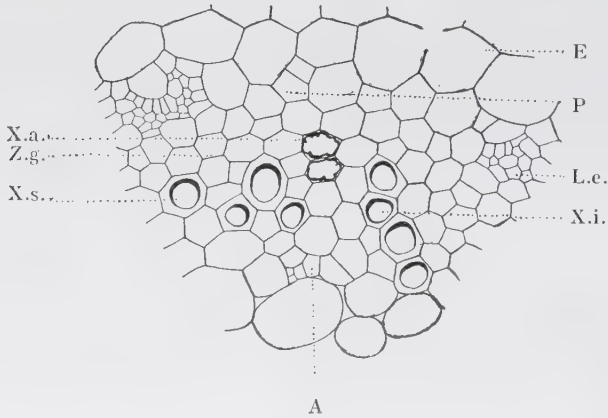


Fig. XLII. — *C. sepium* L. Fragment de coupe transversale au sommet de la tige d'une plantule plus âgée : apparition du liber en dedans d'une cellule A, située en face du protoxylème résorbé. Même légende que dans les figures précédentes.

différenciées et polygonales, cloisonnées dans le même sens, situées entre les deux groupes libériens externes et le faisceau du bois, et causant la dislocation des éléments ligneux. Parmi ces cellules intercalaires, s'en trouve une (A) située en face du protoxylème résorbé, en train de se différencier en liber interne.

Ipomea nil Roth.

Sur une coupe pratiquée au milieu de la tige hypocotylée (fig. XLIII) nous reconnaissons une zone méristématique bien délimitée extérieurement par l'assise endodermique et intérieurement par la partie médullaire. Les vaisseaux ligneux alternes et inter-

médiales se sont résorbés. Le liber interne s'est différencié dans quelques éléments de ce méristème qui touchent les cellules du parenchyme médullaire (A). Mais le liber interne s'étend au delà, dans l'intervalle entre les deux branches du faisceau, donnant l'im-

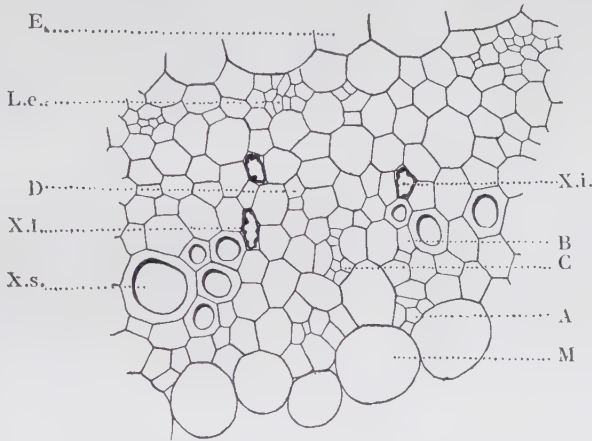


Fig. XLIII — *Ipomea nil* Roth. Fragment de coupe transversale au milieu de la coupe hypocotylée : différenciation du liber interne à l'intérieur de quelques éléments du tissu vasculaire. Même légende que dans les figures précédentes.

pression d'une tendance à la liaison entre le liber externe et le liber interne (L.e., A.C.D.).

B. — LIBER INTERNE DANS LES FEUILLES COTYLÉDONNAIRES.

LAMOUNETTE (1891) étudiant des plantes à double liber, les a groupées en deux catégories :

1° Plantes dont l'axe hypocotylé présente du liber interne au moment du verdissement des cotylédons.

2° Plantes dont l'axe hypocotylé est dépourvu de liber interne au même stade.

Il a étudié en particulier les cotylédons de deux espèces de Convolvulacées : *Convolvulus tricolor* et *Ipomea leucantha* ; il a classé *C. tricolor* dans le premier groupe et *I. leucantha* dans le deuxième.

Mes observations concordent avec celles de LAMOUNETTE. La différence constatée au point de vue de l'évolution du liber interne entre *Convolvulus arvensis* et *Ipomea purpurea* provient de ce que l'apparition du liber interne est plus hâtive et sa progression plus rapide chez *C. arvensis* que chez *Ipomea purpurea*.

Ipomea purpurea Roth.

Les plantules A. B. C. étaient dépourvues de liber interne dans tous les organes. La plantule D. n'en possédait que dans la partie supérieure de son axe. La plantule E. n'avait du liber interne que dans la partie basilaire du pétiole cotylédonnaire. Pour observer ce tissu dans tout le parcours des cotylédons il est nécessaire de s'adresser à des plantules plus âgées.

Une coupe faite à la base des cotylédons dans une plantule plus âgée que la plantule E. nous montre une nervure médiane, formée de cellules polygonales, sans méats intercellulaires et à parois minces, nettement délimitée postérieurement par l'assise endodermique et antérieurement par deux grosses cellules parenchymateuses corticales. Le liber externe est disséminé en petits groupes qui occupent la partie postérieure de la nervure. Le vaisseau ligneux intermédiaire qui occupait la partie médiane de la nervure s'est résorbé. Les vaisseaux superposés se trouvent à droite et à gauche. Entre les groupes libéro-ligneux se trouve la zone génératrice qui se cloisonne tangentiellement et augmente ainsi l'épaisseur de cette nervure. C'est dans la partie antérieure des vaisseaux du bois qu'on observe la formation du liber interne à l'intérieur d'éléments qui ressemblent nettement aux autres cellules du méristème vasculaire.

Convolvulus arvensis L.

Une coupe faite à la base des cotylédons de la plantule B. (fig. xxiv) nous montre dans la nervure médiane, une masse méristématique formée de cellules qui possèdent des caractères morphologiques distincts. Elle est limitée bien nettement, postérieurement par l'assise endodermique et antérieurement par des cellules parenchymateuses corticales. C'est dans la partie antérieure de la nervure qu'a pris naissance le liber. Les cellules dans lesquelles apparaît ce liber sont en contact immédiat avec les vaisseaux du bois ou sur le bord interne de la zone méristématique touchant ainsi les grosses cellules de l'écorce.

Sur une coupe pratiquée à la base des cotylédons dans la plantule C. (fig. xxvii) on voit que la nervure médiane est constituée par un ensemble de cellules qui par leur forme, leurs dimensions, leur mode d'arrangement constituent une zone bien délimitée noyée dans l'écorce.

Les vaisseaux primaires (alternes, intermédiaires, superposés), commencent à disparaître. Le liber interne s'est différencié davantage, on en trouve soit au contact avec la trace d'un des vaisseaux superposés résorbés (A.) soit au bord interne de la zone méristématique active (B). Après la disparition des vaisseaux et le développement du parenchyme vasculaire secondaire, ce liber paraît être séparé davantage du vaisseau ligneux.

Convolvulus sepium L.

Dans les cotylédons du *Convolvulus sepium* la nervure médiane présente une constriction dans le plan médian. Dans l'axe de cette région, occupée par de grandes cellules polygonales, se trouve une cellule (A) en contact avec le vaisseau alterne résorbé (X.a) et qui se différencie en liber interne. De part et d'autre de cet axe les éléments conducteurs sont symétriquement disposés et forment ainsi deux plages de méristèmes actifs.

La fig. XLIV nous montre la moitié gauche de cette nervure. Les groupes libériens internes bien développés sont en contact immédiat des traces des vaisseaux ligneux primaires qui sont en

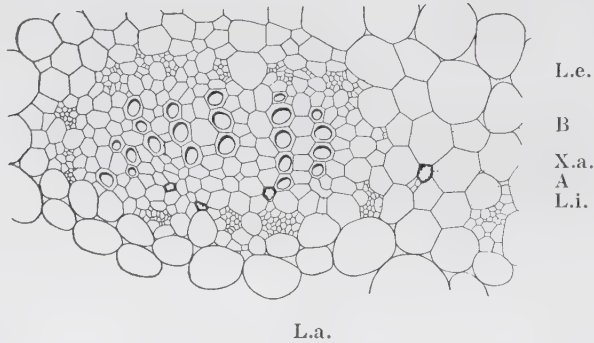


Fig. XLIV. — *Convolvulus sepium* L. Fragment de coupe transversale du cotylédon : résorption du vaisseau alterne (X.a.), différenciation du liber interne à l'intérieur des cellules A, B, montrant liber interne passant au liber externe. La. lacune provenant de la disparition du premier vaisseau superposé.

voie de disparition. Au voisinage du plan médian on trouve une des cellules du méristème vasculaire (B) qui s'est différencié en liber, ce qui donne l'impression que le liber externe et le liber interne vont à la rencontre l'un de l'autre.

C. — LIBER INTERNE DANS L'AXE ÉPICOTYLÉ.

Le liber interne de la tige de Convolvulacées a été étudié par : HÉRAIL (1885. *Ipomea cordigera*), LAMOUNETTE (1891. *I. leucantha*), BARANETZKY (1900. *Operculina tuberosa* et *Convolvulus arvensis*), enfin JEAN (1927. *C. arvensis*).

Ipomea purpurea Roth.

Comme JEAN l'a observé chez *Convolvulus arvensis*, la différenciation du tissu secondaire est rapide chez notre *Ipomea* : la tige s'est à peine ébauchée que l'on aperçoit l'assise génératrice en fonction.

Sur une section transversale près du sommet d'une tige de un ou deux millimètres de longueur, l'anneau vasculaire présente dans le cylindre central :

En dehors, le liber externe formé de groupes isolés sur tout le pourtour du cylindre central ; à l'intérieur l'anneau vasculaire d'épaisseur inégale composé de cellules polygonales, cloisonnées

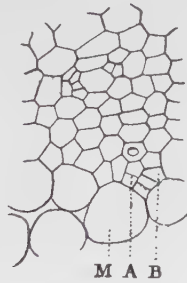


Fig. XLV. — Fragment de coupe transversale de tige très jeune d'*Ipomea purpurea* ; activité de la zone génératrice et différenciation du liber interne (A,B) dans une trace foliaire. M. cellule de la moelle.

toutes dans le même sens, indiquant ainsi la nature secondaire de l'anneau.

Dans cette masse méristématique, on trouve un nombre réduit de vaisseaux ligneux, situés dans quatre régions, correspondant aux traces foliaires. Une des traces foliaires (fig. XLV) nous montre le vaisseau ligneux, séparé des grosses cellules médullaires, plus ou moins arrondies, par une rangée de cellules allongées et polygonales ressemblant à celles qui se trouvent entre la trachée et le liber externe. L'une des cellules (B) s'est cloisonnée deux fois pour se

différencier en liber interne. A gauche de cette dernière se trouve une autre cellule (A) possédant une cloison intérieure, qui montre le début de la formation du liber.

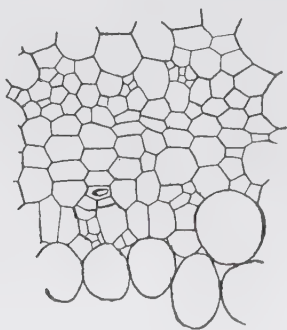


Fig. XLVI. — *I. purpurea*. Mêmes phénomènes à un stade un peu plus avancé.

Dans une autre trace foliaire (fig. XLVII) nous apercevons le vaisseau ligneux également séparé du parenchyme médullaire par deux cellules appartenant à la dernière assise du tissu vasculaire ;

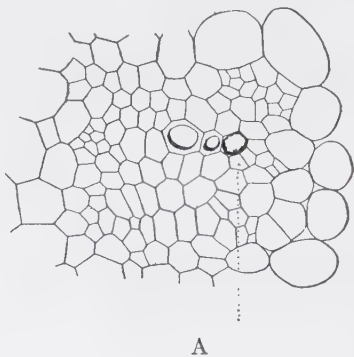


Fig. XLVII. — *I. purpurea*. Autre trace foliaire de la coupe précédente, avec la différenciation du liber interne se produisant dans quelques éléments de l'anneau vasculaire, dont l'un (A) est accolé au premier vaisseau superposé en voie de résorption.

dans ces cellules la différenciation du liber interne est plus avancée. Dans une troisième trace foliaire (fig. XLVII) par suite du développement du tissu secondaire, la région méristématique foliaire s'enfonce légèrement davantage dans la moelle.

Les vaisseaux ligneux au nombre de trois sont disposés suivant

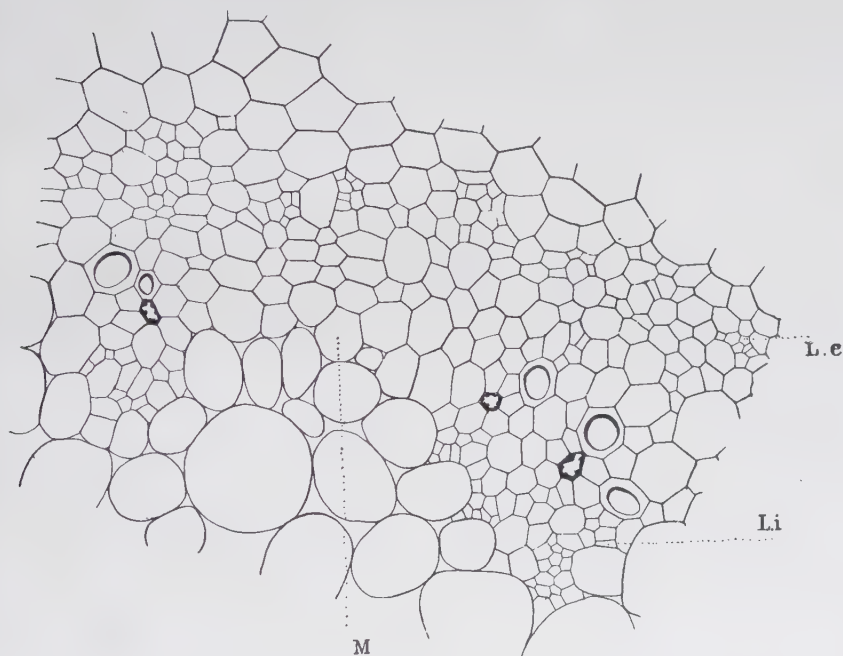


Fig. XLVIII. — *I. purpurea* Roth. Portion de coupe transversale d'une tige plus âgée, montrant dans une trace foliaire l'épaississement de la plage vasculaire, la différenciation et l'extension du liber interne.

une ligne radiale, le plus ancien est en voie de résorption, séparé du parenchyme médullaire par une ou deux assises de cellules, qui offrent l'aspect des autres éléments du tissu vasculaire.

Dans cette région le liber interne s'est différencié davantage soit aux dépens des cellules qui sont au voisinage du parenchyme

médullaire, soit aux dépens de la cellule plus interne (A) située à gauche et au contact du vaisseau le plus âgé.

Des coupes pratiquées à des niveaux inférieurs ainsi que dans la tige d'une plante plus âgée (fig. XLVIII) nous montrent l'épaississement de l'anneau vasculaire surtout dans les régions correspondant aux traces foliaires, ainsi qu'un développement plus marqué du liber interne.

Quand la tige prend une certaine longueur, certaines cellules situées entre les faisceaux ligneux et les groupes libériens internes se divisent plusieurs fois vers l'intérieur jouant ainsi le rôle d'un cambium unilatéral. Ces cellules néoformées vont encore se différencier en liber interne qui formera désormais de vraies plages pénétrantes dans la moelle.

D. — LIBER INTERNE DANS LA FEUILLE.

Ipomea purpurea Roth.

Une coupe pratiquée dans le pétiole d'un échantillon adulte nous montre :

Une nervure médiane formée d'un méristème vasculaire actif, se délimite nettement grâce aux caractères morphologiques des cellules corticales environnantes. A la face antérieure, les vaisseaux superposés primaires se sont résorbés. Le liber interne est formé de petits groupes disséminés au bord interne de la nervure ou situés plus à l'intérieur dans le parenchyme vasculaire secondaire. Au début, le liber interne est en contact avec les premiers vaisseaux ligneux mais après la formation du tissu secondaire et la résorption des premiers vaisseaux superposés, il se trouve rejeté vers l'intérieur.

Dans le plan médian des vaisseaux qui sont en voie de résorption, se trouve une cellule qui s'est différenciée en liber; cela donne l'idée qu'il y a communication entre le liber externe et le liber interne.

Nous avons fait la même observation dans les cotylédons du *Convolvulus sepium*, et les exemples ne manquent pas dans les autres espèces étudiées.

Convolvulus arvensis L.

Une coupe faite dans la feuille d'un échantillon adulte nous montre que dans la nervure médiane le liber interne est en petits groupes : ceux-ci sont situés sur le bord interne, et sont séparés des vaisseaux ligneux par une cellule polygonale qui appartient également au tissu vasculaire.

Résumé et conclusions. — L'étude des divers stades du développement des plantules et des plantes adultes, nous conduit à considérer le liber interne comme étant différencié aux dépens d'éléments qui font partie intégrante du faisceau, sans aucune intervention des cellules de la région médullaire. Dans la tige et les organes appendiculaires, où le tissu secondaire se forme de bonne heure, l'apparition du liber interne est presque contemporaine de celle des vaisseaux ligneux et libériens externes. Il se forme aux dépens des cellules du tissu méristématique de nature secondaire, dont quelques-uns des éléments participent à la formation du bois et du liber externe. Dans la plantule où le tissu primaire est le seul constituant jusqu'à un certain degré de développement, l'apparition du liber interne est postérieure à celle des autres éléments des faisceaux ligneux et libériens. Il se forme au début aux dépens des cellules du tissu procambial, dont quelques éléments se différencient en bois et liber primaire, et il prend ensuite de l'extension aux dépens du tissu cambial.

Quelques auteurs envisagent comme une disposition plus favorable pour les plantes, le développement du liber à l'intérieur de l'anneau vasculaire. Les éléments du liber transportant les matières nutritives, il importe qu'ils soient protégés d'une façon toute particulière. Nous savons que toutes les lésions importantes intéressant ce tissu peuvent amener la mort de la plante.

Cette disposition du liber s'offre donc chez les plantes grim-

pantes comme un mode de perfectionnement anatomique et physiologique.

Appendice.

Les cellules laticifères. — Elles se trouvent partout dans l'écorce et dans le parenchyme médullaire. Cet appareil sécréteur est constitué par une quantité considérable de grosses cellules accolées les unes aux autres dans le sens longitudinal, sans résorption des parois transversales. Les cellules laticifères plus larges que les cellules avoisinantes se disposent de manière qu'on les voit dans tous les organes de la plante. Elles se localisent aussi dans le liber, et peuvent même se différencier dans les tissus formés par la zone génératrice. Elles renferment un suc laiteux soluble dans l'alcool.

Les cellules cristallines. — Les cristaux d'oxalate de calcium, comme nous l'avons vu, se trouvent en abondance dans les organes végétatifs de ces plantes. Ces cristaux, qui sont des produits d'excrétion, sont solubles dans les acides; leur nombre dans la cavité cellulaire varie de un à plusieurs, souvent une cellule est complètement bourrée de ces cristaux.

Les cellules dans lesquelles les cristaux sont plus abondants se trouvent localisées dans le parenchyme médullaire, et particulièrement dans les parties corticales qui finalement vont se fendiller ou tomber.

La forme de ces cristaux est constante dans toutes les espèces étudiées.

Les mâcles sont agglomérées intimement autour d'un noyau, et elles prennent la forme d'une étoile à rayons nombreux ou la forme d'un oursin.

DEUXIÈME PARTIE



CHAPITRE VII.

TECHNIQUE.

On sait que l'étude cytologique de chacun des constituants cellulaires exige l'emploi de procédés appropriés de fixation et de coloration ; je résumerai brièvement les principales méthodes que j'ai appliquées à mon matériel de Convolvulacées.

I. — FIXATEURS.

A. — *Fixation des noyaux.*

Les fixateurs que j'ai employés pour l'étude des noyaux sont :

Mélange de Flemming fort.

Acide chromique à 1%	15 volumes
Acide osmique à 2%	4 volumes
Acide acétique cristallisable	1 volume

C'est un des fixateurs les plus classiques, qui ne donne pas de mauvais résultats ; il fixe les gouttelettes grassieuses, et ne détruit pas complètement le chondriome.

Durée de la fixation : 24 heures.

Ensuite lavage des pièces à l'eau courante pendant 24 heures.

ou immersion des coupes dans l'alcool à 70° additionné d'un peu d'eau oxygénée.

Mélange de Bataillon.

Acide chromique à 10%.....	10 volumes
Acide acétique cristallisable.....	10 volumes
Acide picrique (sol. aqueuse saturée)....	80 volumes

Assez pénétrant, il a cependant l'inconvénient (proportion élevée d'acide acétique), de faire gonfler les chromosomes et de donner par suite des figures plus ou moins empâtées.

Durée de la fixation : 16 à 24 heures.

Lavage postérieur à l'eau courante, nécessaire pour éliminer les restes d'acide picrique.

Mélange de Bouin-Duboscq-Brasil.

Alcool à 80°.....	667 cm ³
Formol à 40°.....	267 cm ³
Acide acétique cristallisable.....	66 cm ³
Acide picrique.....	5 gr.

Fixateur très stable, que l'on peut préparer à l'avance et conserver longtemps ; nous a été recommandé par M. le professeur CHATTON. A cause de sa pénétration rapide et homogène, et des facilités de coloration après son action, nous l'avons employé de préférence, surtout pour les boutons floraux, dont les périanthes sont recouverts de poils rigides.

Durée de la fixation : 24 heures.

Lavage à l'eau pendant 24 heures ou par l'alcool à 70° auquel on ajoute du carbonate de Lithium, puis on met à l'étuve à 40° pour que l'objet perde la coloration jaune due à l'acide picrique.

Mélange de Benda, très peu acétique.

Acide chromique à 1%.....	15 volumes
Acide osmique à 2%.....	4 cm ³
Acide acétique cristallisable.....	2 gouttes

Utilisé seulement à la fin de mes recherches ; me paraît être un des meilleurs fixateurs et donne des préparations pratiquement irréprochables.

Nous avons enfin employé accessoirement quelques autres fixateurs tels que le Navaschin, le Helly, etc.

B. — *Fixation du chondriome.*

Liquide de Regaud.

Bichromate de potassium à 3%	8 parties
Formol neutre à 40%	2 parties

Ce liquide ne doit pas être préparé d'avance ; ne mélanger qu'au moment de l'emploi.

Durée de la fixation : quatre jours, en renouvelant le liquide lorsqu'il se trouble.

Pour insolubiliser les éléments mitochondriaux, composés principalement de lipoides, vis-à-vis des solvants organiques (alcool-xylol), une postchromisation de dix à quinze jours dans le bichromate de potassium à 3% est recommandable.

(Changer le bichromate de K chaque deux jours).

Liquide de Champy.

Acide chromique à 1%	7 parties
Acide osmique à 2%	4 parties
Bichromate de potassium à 3%	7 parties

Durée de la fixation : quatre à six jours à 0° dans la glacière, puis immersion dans un bain d'acide osmique à 2% à l'étuve à 37° pendant quatre à douze jours.

Lavage à l'eau distillée pendant 24 heures.

Liquide de Mèves.

Acide chromique à 1%	15 parties
Acide osmique à 2%	4 parties

Durée de la fixation : deux à quatre jours à 0° dans la glacière.

Postchromisation dans le bichromate de K à 3% pendant quatre à huit jours.

Lavage à l'eau distillée 24 heures.

II. — INCLUSION.

Les divers organes étudiés ont été inclus dans la paraffine à 55° suivant la technique habituelle.

Durée des séjours des pièces dans les différents bains :

Alcool à 75°	un temps indéterminé
Alcool à 90°	2 heures
Alcool à 95°	1 heure
Alcool à 100°	30 minutes
Alcool-toluène	30 minutes
Toluène	30 minutes
Toluène-paraffine (dans l'étuve à 55°) ..	2 heures
Paraffine I	2 heures
Paraffine II	1 heure

Suivant la grosseur et la dureté des pièces, on peut modifier plus ou moins les temps indiqués ci-dessus, en particulier pour les boutons floraux. Ceux-ci chez quelques espèces, (*C. cantabrica*, *C. tricolor*, *Ipomea purpurea*) ont un périanthe rigide, recouvert en abondance de poils, ce qui rend délicate leur inclusion. C'est pourquoi après une fixation prolongée et un lavage à l'alcool à 75° j'ai été obligé de faire des micro-inclusions à la gélose (méthode de CHATTON), avec des anthères débarrassées au préalable de leur périanthe.

III. — MONTAGE.

Les divers organes furent sectionnés soit transversalement, soit longitudinalement ; l'épaisseur des coupes étant de 6 à 10 μ pour l'étude karyologique et 3 μ pour l'étude cytoplasmique. Ces coupes ont été collées avec l'eau additionnée d'albumine glycinée,

et mises à sécher soit à l'étuve de 30 à 40° pendant plusieurs heures, soit à la température ordinaire à l'abri des poussières de l'air.

IV. — COLORATION.

Les coupes ont été colorées de la façon suivante :

1° *Colorations basiques ou colorants nucléaires.* La coloration la plus fréquemment employée a été celle indiquée par HEIDENHAIN en 1891.

Mordantage de 24 heures dans une solution à 4 ou 5% d'alun de fer ammoniacal.

Lavage minutieux dans l'eau distillée.

Séjour des lames pendant 24 heures au plus dans le mélange suivant :

Hématoxyline.....	1 gr.
Alcool à 95°.....	10 cm ³
Glycérine.....	10 cm ³
Eau distillée.....	80 cm ³

Lavage à l'eau distillée.

Différenciation dans une solution d'alun de fer à 2 ou 3%.

J'ai utilisé également pour la coloration nucléaire la safranine associée au vert lumière.

2° *Colorations acides ou colorations cytoplasmiques.* La fuchsine acide est le colorant de choix pour les mitochondries

Les préparations recouvertes du mélange :

Eau anilinée saturée.....	100 cm ³
Fuchsine acide.....	10 gr.

sont placées au moins pendant 15 à 20 minutes sur une platine chauffante, jusqu'à ce que l'on obtienne des vapeurs abondantes. Puis on lave à l'eau distillée et on différencie rapidement par une solution de vert de méthyle à 1% dans l'eau distillée. On lave rapidement à nouveau à l'eau distillée.

Coloration de Volkonsky. Elle est longue, mais permet dans certains cas de différencier facilement des éléments dont l'origine est douteuse ; le chondriome se colore en rouge, les éléments nucléaires en vert.

Les coupes sont traitées de la façon suivante :

Coloration sur la platine chauffante avec une solution à 2% de fuchsine acide, dans l'eau distillée.

Lavage à l'eau distillée.

Différenciation par une solution d'aurantia à 0,5% dans l'alcool à 70°.

Lavage rapide.

Bain de trois à quatre minutes dans :

Acide phosphomolybdique.....	1 gr.
Soude normale.....	10 cm ³
Eau distillée.....	90 cm ³

Lavage à l'eau distillée pendant un bon moment.

Coloration de dix à quinze minutes par :

Violet de méthylène.....	0,4 gr.
Azur II de méthylène.....	0,1 gr.
Carbonate de potassium.....	0,1 gr.
Glycérine pure.....	50 cm ³
Eau distillée.....	50 cm ³

Lavage à l'eau distillée.

Différenciation par le tanin orange de Unna.

Lavage, deshydratation et montage au baume de Canada.

CHAPITRE VIII.

LA CINESE SOMATIQUE.

Je n'ai employé que les pointes des jeunes racines.

Les noyaux des diverses espèces de Convolvulacées que j'ai étudiées n'ont pas tous la même structure à l'état de repos. Chez *Convolvulus arvensis*, *C. cantabrica*, *C. tricolor*, *Ipomea purpurea*, *I. nil*, le noyau est réticulé, avec un réseau achromatique ; tandis que chez *C. soldanella* et *C. sepium*, le noyau est dépourvu de réseau, et la cavité nucléaire ne renferme qu'un nucléole et quelques corpuscules chromatiques, qui sont des euchromocentres.

Nous verrons que l'évolution cinétique se déroule presque suivant la même modalité chez toutes les espèces qui possèdent un noyau réticulé.

A. — NOYAU RÉTICULÉ.

Convolvulus arvensis L.

1. — Interphase.

Le terme interphase s'applique au noyau d'une cellule qui se trouve dans la zone méristématique où les divisions cellulaires sont actives, et qui est momentanément à l'état de repos, mais qui sera encore appelé à se diviser.

Il y a lieu de distinguer dans ce noyau la membrane, le réseau et un ou rarement plus d'un nucléole. Réseau et nucléole sont plongés dans le suc nucléaire.

Presque tous les botanistes admettent aujourd'hui l'existence d'une membrane ; elle est en général visible, quel que soit le mode d'observation auquel on a recours sur matériel vivant ou fixé.

CHAMBERS a démontré sa présence par des recherches de microdissection, elle est tout à fait achromatique, et son contour est plus ou moins arrondi ; le réseau est constitué par une trame de filaments achromatiques, entrelacés, présentant l'aspect d'un filet dont les mailles semblent plus serrées à la périphérie et plus lâches vers le centre. Chimiquement il est formé par de la linine.

Aux intersections, ces filaments s'épaississent et prennent l'aspect de ponctuations de grosseur plus ou moins uniforme qui deviennent le centre de la condensation de la chromatine.

Le nucléole est un corps chromatique très dense, peu creusé de vacuoles dans le méristème actif, mais de plus en plus vacuolisé à mesure que les cellules se trouvent éloignées de la pointe de la racine. Le volume du nucléole diminue graduellement dans la coiffe et dans la région sous-méristématique. Ce corps se détache sur la trame figurée du fond nucléaire, sous forme d'une masse sphéroïde, limitée par une surface lisse et sans connexion apparente avec le milieu dans lequel il est plongé (Pl. I. fig. 1).

Généralement il est unique : dans ce cas il est au centre du noyau ; quelquefois mais rarement on en trouve deux ou trois qui ne présentent pas les mêmes dimensions et dont la disposition est quelconque.

A l'interphase le corps nucléaire présente une sidérophilie intense, et retient en effet puissamment la laque ferrique, même après une régression très poussée.

Dans le matériel fixé par le liquide de Bouin on trouve souvent dans le noyau autour du nucléole, une zone claire, appelée par MARTINS-MANO (1905) chez *Solanum tuberosum* et *Phaseolus vulgaris* auréole périnucléaire. Cette auréole manque après la fixation par le liquide de Helly ou de Regaud.

A mesure qu'on s'éloigne dans la région méristématique active, la structure du noyau devient légèrement différente ; le noyau diminue de volume, le nucléole devient également plus petit, et sur le réseau ou de préférence au niveau des points nodaux on aperçoit de petites masses de dimensions variables qui présentent, comme le nucléole, une sidérophilie intense.

2. — Prophase.

Pour mettre mieux en relief les divers phénomènes prophasiques, qui aboutissent à la formation des chromosomes définitifs, nous diviserons cette longue période en plusieurs stades, quoique ces phénomènes se succèdent d'une façon insensible, et que le passage de l'un à l'autre ne soit pas nettement tranché.

1^{er} stade. Formation des filaments longs zigzagants.

2^e stade. Raccourcissement des filaments longs.

3^e stade. Division longitudinale des filaments.

4^e stade. Fin de la prophase.

1. *Formation des filaments longs.* — Au moment du réveil de l'activité cinétique, le réseau qui était achromatique, devient plus visible et s'imprègne de chromatine. Ce sont d'abord les points nodaux de la trame qui prennent les colorants, et se montrent comme des sphérules distinctes, puis les trabécules du réseau (Pl. I. fig. 2). Parmi les trabécules, certaines s'associent entre elles, d'autres se résorbent ou subissent une rétraction de telle sorte qu'on a finalement une série de filaments ténus.

Au début cet arrangement des filaments achromatiques est difficile à suivre, mais dès que ceux-ci commencent à prendre une certaine chromaticité, on observe mieux leur disposition. C'est ainsi qu'au début de la prophase on voit le réseau se transformer en un certain nombre de tractus formés par des filaments entrelacés ; constituant des supports achromatiques, sur lesquels vient se déposer d'une façon irrégulière la matière chromatique (Pl. I. fig. 3-4). Certains de ces tractus semblent souvent être en contact avec le nucléole (Pl. I. fig. 5).

Bientôt ces tractus primitifs donnent naissance à des filaments très longs et très zigzagants, dont l'épaisseur est variable (Pl. I. fig. 6). A ce stade la sidérophilie de ces filaments est très faible, ce qui ne permet pas de trop pousser la régression des préparations colorées par la méthode de Heidenhain. La colorabilité de ces filaments est également variable ; ils présentent des régions où la substance chromatique semble être moins concentrée ; mais ces différences s'atténuent progressivement.

Le spirème ainsi constitué est-il continu ?

Les auteurs ne sont pas d'accord sur ce point : les uns considèrent que ces filaments sont absolument discontinus ; les autres au contraire admettent qu'à ce stade le spirème est continu, et que sa segmentation transversale en chromosomes ne se produit qu'ultérieurement.

La présence d'un gros nucléole et l'allure zigzagante des filaments ne permettent pas de se rendre compte facilement de la continuité du spirème. Néanmoins des observations attentives faites sur un certain nombre de coupes de noyaux où manquait le nucléole m'ont amené à croire que le spirème est composé d'un certain nombre de filaments séparés, réunis entre eux par de minces anastomoses achromatiques.

2. *Raccourcissement des filaments.* — L'évolution ultérieure des filaments longs consiste en un raccourcissement graduel, et en une concentration progressive de la substance chromatique imprégnante sur son support achromatique.

Il en résulte une rétraction, une rupture des anastomoses, et la régularisation des contours des filaments chromosomiques (Pl. I. fig. 7 à 13).

Les chromosomes définitifs sont de petite taille, indépendants les uns des autres, uniformément imprégnés de chromatine et prenant les colorants d'une façon presque aussi intense que le nucléole.

3. *Division longitudinale.* — Malgré les divergences d'opinions des cytologistes sur la période où apparaît la division longitudinale, il nous paraît certain que celle-ci appartient ici à la période pro-

phasique. Elle se révèle de très bonne heure, dès le début de la formation des filaments zigzagants, dont les extrémités sont légèrement bifurquées (Pl. I. fig. 6) mais le clivage ne devient net qu'à un stade plus avancé (Pl. I. fig. 9-10). Il se peut qu'au moment où les chromosomes se raccourcissent ce clivage soit temporairement dissimulé. A la fin de la période prophasique où les chromosomes se groupent à l'équateur du futur fuseau, ils se montrent bien clivés.

4. *Fin de la prophase.* — Cette période de la prophase nommée par quelques auteurs prométaphase, est caractérisée par un raccourcissement des chromosomes sensiblement épaissis, et se présentant sous la forme de petits bâtonnets légèrement arqués.

A ce moment commence la différenciation du fuseau achromatique sous la forme de deux calottes polaires, qui grandissent et enveloppent le noyau. Je n'ai pas étudié spécialement la formation de cette figure, et je renvoie les lecteurs aux beaux travaux de ROBYNS (1924-1927). Le fuseau dans les préparations obtenues à l'aide de fixateurs débourvus d'acide acétique ou n'en possédant que des traces, se montre toujours parfaitement homogène, et nettement délimité à l'égard du protoplasme. Nous partageons l'opinion de ROBYNS et beaucoup d'autres, à savoir que l'apparition des fibres fusoriales, n'est qu'une sorte d'artefact, dû à la présence de l'acide acétique.

Si l'on augmente progressivement la dose de cet acide dans les fixateurs, le fuseau qui présente tout d'abord la forme fibreuse, prendra la forme lamelleuse pour des doses fortes, à tel point que l'on pourra facilement dénombrer les lames de ce fuseau.

Le dernier phénomène prophasique est la disparition de la membrane nucléaire, qui m'a paru être instantanée ; je n'ai pu observer dans mes préparations aucun stade transitoire entre la présence et la disparition de cette membrane.

Après cette disparition, les chromosomes prennent leur point d'insertion sur le corps fusorial qui occupe maintenant toute l'aire nucléaire.

Quant au nucléole, il persiste presque intact sans aucune

déformation, mais avec des dimensions plus réduites presque jusqu'à la fin de la prophase. Une fois que la membrane a disparu et que la figure fusoriale a envahi tout le territoire du noyau, le nucléole perd son contour arrondi, prend une forme irrégulière, et présente souvent un aspect vacuolaire.

3. — *Métaphase.*

Les chromosomes, au moins ceux qui occupent la périphérie de l'équateur du corps fusorial sont couchés plus ou moins régulièrement dans le plan équatorial (Pl. II. fig. 16), leur forme est régulière, leurs contours sont parfaitement lisses, ils possèdent presque la même taille, et leur nombre est environ de 54 ; parfaitement distincts et sans anastomoses pourvu que le fixateur ne provoque pas d'agglomération.

Le nucléole, plus ou moins ovale, rarement étiré en haltère, beaucoup plus réduit qu'au stade prophasique, est attaché aux chromosomes disposés sur la plaque équatoriale, par un ou deux prolongements moins colorés. Ceux-ci ne tardent pas à disparaître, tandis que le nucléole se réduit encore, puis se résoud en petits fragments d'abord dispersés dans l'aire fusoriale, et qui disparaissent finalement à l'anaphase.

4. — *Anaphase.*

Les phénomènes anaphasiques consistent en une séparation des chromosomes-fils ; demeurés les uns contre les autres, durant toute la période métaphasique, et qui se rendent aux pôles correspondants.

La fig. 17 (Pl. II) représente un stade anaphasique peu avancé, dans lequel les chromosomes-fils viennent de se séparer pour s'acheminer vers les pôles.

Dans chacun des deux groupes on reconnaît que les chromosomes sont restés indépendants les uns des autres.

Au cours de l'ascension anaphasique, ils deviendront plus courts et plus renflés. En arrivant aux pôles ils constituent deux

couronnes dans lesquelles ces éléments sont tassés les uns contre les autres.

5. — *Télophase.*

D'après la définition de GRÉGOIRE les phénomènes télophasiques débutent à partir du stade où les chromosomes-fils arrivent à former des groupes denses aux pôles du fuseau. Ils sont alors fortement renflés, sans être fusionnés, se distinguant bien les uns des autres, malgré leur nombre élevé (Pl. II. fig. 18).

Puis apparaissent les éléments nucléaires, tels que nous les avons vus dans le noyau interphasique (le réseau et le nucléole). Bientôt les noyaux-fils montrent une membrane nette, et l'enchyème nucléaire s'interpose entre les chromosomes. Ces derniers s'étirent mais demeurent rattachés les uns aux autres par des anastomoses (Pl. II. fig. 19-20).

Ces faits ressemblent beaucoup à ceux exposés par WAGER (1904) sur *Phaseolus vulgaris* et par MARTINS-MANO (1905) sur *Ph. vulgaris* et *Solanum tuberosum*.

Après l'étirement des chromosomes, on constate dans la cavité nucléaire nouvellement constituée, l'apparition, sur les chromosomes ou dans les espaces interchromosomiques, de petites masses plus ou moins arrondies, de tailles diverses, qui se distinguent bien de leurs supports par une coloration plus foncée.

Ces corpuscules sont l'ébauche de nouveaux nucléoles, qui doivent se fusionner entre eux, par la suite, pour donner deux, trois ou quatre masses plus volumineuses.

Chose curieuse observée pour la première fois par STRASBURGER, revue par DE SMET (1914) et après lui par beaucoup d'autres: à un stade assez avancé de la télophase, la symétrie des deux noyaux-fils est fort nette en ce qui concerne les masses nucléolaires qui ont apparu (Pl. II. fig. 21-22).

A la fin, ces amas nucléolaires dans les noyaux néoformés se réunissent en une seule masse qui s'arrondit graduellement pour donner le nucléole unique que nous avons trouvé à l'inter-

phase, tandis que le reste des chromosomes perd fréquemment sa chromatine pour constituer le réseau.

Convolvulus cantabrica L.

Chez *C. cantabrica* la cinèse somatique rappelle tout à fait celle observée chez *C. arvensis*.

Le noyau interphasique est encore réticulé; il contient un réseau achromatique, et en général un seul nucléole; mais quelquefois il peut y en avoir plusieurs (Pl. II. fig. 23).

Le nucléole présente souvent dans son intérieur des zones claires plus ou moins arrondies, bien délimitées qui sont des vésicules; leur nombre n'est pas constant. Il peut y en avoir plusieurs ou au contraire une seule qui est située au centre comme chez *C. arvensis*.

Au début de la prophase, le réseau nucléaire se transforme en un certain nombre de filaments anastomosés, suivant le processus observé déjà chez *C. arvensis* (Pl. II. fig. 24 à 26).

Bientôt les anastomoses disparaissent et les filaments se raccourcissent; les chromosomes définitifs se présentent sous la forme de petits bâtonnets (Pl. II. fig. 27-28), qui vont se ranger sur la plaque équatoriale.

Lorsqu'il y a plusieurs nucléoles, ils se fusionnent dès le début de la prophase en une masse unique placée au centre du noyau. Ce dernier conserve presque sa forme antérieure, mais vers la fin de cette phase il diminue de volume.

A la métaphase les chromosomes se trouvent rangés sur la plaque équatoriale. Le nucléole, tout d'abord en contact avec ceux-ci, se présente par la suite sous deux aspects:

Ou bien, comme chez *C. arvensis*, il reste d'un seul côté du disque équatorial, attaché par un ou deux tractus aux corps chromosomiques, diminuant de masse, pour être rejeté dans le cytoplasme où il disparaît peu à peu.

Ou bien il s'étire dans le sens du grand axe du fuseau, prenant tout d'abord la forme d'une haltère, dont les deux extrémités

renflées sont orientées vers les deux pôles, il finit alors par se scinder en deux parties qui seront rejetées dans le cytoplasme où elles disparaîtront peu à peu comme dans les cas précédents (Pl. II. fig. 29-30).

Ces faits ressemblent beaucoup à ceux observés par MARTINS-MANO (1904).

GHIMPU (1930) croit à la continuité morphologique du nucléole. D'après lui, chez l'*Acacia* le nucléole s'étire, se divise en deux, puis chaque moitié persiste jusqu'à la période télophasique, pour servir à la reconstitution des nucléoles des noyaux-fils.

Dans le *C. cantabrica* j'ai observé que le ou les fragments nucléolaires, qui disparaissent avant l'ascension des couronnes chromosomiques chez *C. arvensis* et d'autres espèces, se montrent ici jusqu'à un stade plus avancé.

Cette persistance plus marquée du nucléole doit-elle être interprétée comme un témoignage de la continuité du nucléole?

Bien que j'aie rencontré parfois, à la lisière des noyaux-fils, le reliquat de l'ancien nucléole reconnaissable à la présence de son auréole (Pl. II. fig. 32-34), je ne crois pas qu'il soit destiné à se fusionner avec les nucléoles nouvellement constitués.

J'ai constaté plusieurs fois la disparition totale ou partielle de la masse nucléolaire par dissolution dans la substance fusoriale; cette partie dissoute se retrouvera lors de la télophase dans le suc nucléaire des noyaux-fils et servira en partie à former les nouveaux nucléoles; il y aura ainsi, simplement, continuité de la substance nucléolaire.

Ipomea purpurea Roth.

I. — Interphase.

Comme dans les cas précédents le noyau en état de repos possède une membrane, à l'intérieur de laquelle se trouvent un

nuéoléole et un réseau, tous les deux plongés dans l'enclhylème nucléaire.

Le nucléoléole est volumineux, placé généralement au centre de la cavité nucléaire (Pl. III. fig. 35).

Au voisinage du nucléoléole, on constate l'existence d'un ou rarement deux petits corpuscules arrondis, possédant une chromatité plus ou moins égale à celle du nucléoléole.

Ces corpuscules sont-ils des satellites?

Une étude ultérieure me fixera sur le devenir et l'évolution de ces organites.

Le réseau est granuleux et achromatique, il est constitué par un ensemble de fins filaments qui lui donnent l'aspect d'un filet composé d'une infinité de mailles.

2. — Prophase.

L'évolution prophasique ne diffère en rien de celle de *C. arvensis* ou de *C. cantabrica*.

Le début de la prophase est marqué par une visibilité plus nette de l'ensemble du réseau.

Un peu plus tard on voit certains tronçons irréguliers se dessiner sur le réseau incolore suivant le processus déjà expliqué (Voir page 99) ; ainsi se forment des rubans chromatiques (Pl. III. fig. 36 à 39).

La fig. 40 représente des filaments longs zigzagants à contours très irréguliers, occupant toute la cavité nucléaire.

Tandis que la chromatinisation de ces filaments s'accroît, ils subissent un raccourcissement et on obtient ainsi des rubans chromatiques ; ces filaments présentent dès maintenant des contours plus irréguliers avec une colorabilité plus homogène (Pl. III. fig. 41-46). A mesure qu'ils se raccourcissent les anastomoses vont disparaître ; et à la fin de la prophase les chromosomes seront libres (Pl. III. fig. 48-50).

Dans certains cas, surtout à partir du stade des filaments longs irréguliers, on constate que, certains d'entre eux viennent se coller

au nucléole; ce dernier qui possède une certaine viscosité se déforme à la suite de ce contact (Pl. III. fig. 42-44-45).

Nous avons rencontré des faits analogues dans les espèces déjà citées, mais le phénomène n'est pas général. Certains auteurs ont pensé que cette relation était nécessaire pour le déversement de la matière chromatique du nucléole sur le réseau, lors de la formation des chromosomes, nous exposerons plus loin notre opinion sur le sujet.

En même temps que ces phénomènes s'accomplissent, se produit la division longitudinale de ces rubans, division précoce, comme dans les autres espèces étudiées, se manifestant dès le début de la formation des filaments longs (Pl. III. fig. 41). Ce sont d'abord les extrémités de ces rubans qui se clivent (Pl. III. fig. 41 à 47): à la fin de la période prophasique les chromosomes, qui ont atteint leur taille définitive sont clivés sur toute leur longueur (Pl. III. fig. 50). Ils se montrent sous la forme de petits bâtonnets indépendants sans aucune consistance, et vont se mettre sur le plan équatorial du futur fuseau, déjà ébauché, et qui envahit la cavité nucléaire après la disparition de la membrane.

Le nucléole très volumineux au début de la prophase (Pl. III. fig. 35-36) se réduit progressivement au cours de cette période (fig. 50).

3. — Métaphase et anaphase.

En vue polaire, les chromosomes métaphasiques se présentent sous la forme de petits bâtonnets plus ou moins arqués (Pl. III. fig. 51). Ils sont au nombre de trente, indépendants les uns des autres et présentant tous la même taille.

La fig. 52, Pl. III correspond au début du stade métaphasique, les chromosomes ne sont pas encore régulièrement disposés sur la plaque équatoriale, on distingue bien leur forme et leur taille.

Quand au nucléole, il n'a pas encore disparu : on peut l'observer aisément comme dans les cas précédents, relié aux chromosomes métaphasiques par un ou plusieurs tractus. C'est seulement

à la fin du stade métaphasique qu'il va subir une transformation notable, perdant alors une grande partie de sa masse (Pl. III, fig. 53); il subsiste encore à l'état de petits fragments reliés aux chromosomes par de fines anastomoses.

Bientôt enfin, au moment de la séparation des chromosomes-fils, il cesse d'être visible, entièrement dissous dans la substance fusoriale.

Les chromosomes-fils étroitement pressés les uns contre les autres, durant le métaphase, ne tardent pas à s'écarter. Chaque moitié s'éloigne progressivement et l'ensemble de tous ces chromosomes forme deux couronnes.

La fig. 54, Pl. III correspond à un stade assez avancé de l'anaphase, où les deux couronnes ont déjà effectué presque la moitié de leur mouvement dicentrique.

Dans chaque couronne, les chromosomes sont indépendants, presque tous orientés parallèlement au grand axe du fuseau.

4. — Télophase.

Sur matériel bien fixé on constate que les chromosomes conservent nettement leur indépendance, mais ils sont serrés les uns contre les autres.

Le tassement polaire paraît ici moins compact que chez *C. arvensis* sans doute à cause du nombre moins élevé des chromosomes. Dès que la nouvelle membrane est formée, la cavité du noyau s'agrandit et les chromosomes tassés commencent à s'étirer (Pl. III, fig. 55). C'est à partir de ce moment que commence à s'ébaucher le corps nucléolaire, sous forme de petites gouttelettes, soit sur les chromosomes soit dans l'espace interchromosomique occupé par le suc nucléaire (Pl. III, fig. 56-57).

A mesure que la cavité nucléaire s'agrandit, l'étirement des chromosomes s'accroît, et les petites gouttelettes se fusionnent entre elles pour donner naissance à des masses nucléolaires plus volumineuses d'abord reliées aux chromosomes; ces masses s'agglomèrent finalement pour donner le nucléole unique (Pl. III,

fig. 58-60). A la fin de la télophase, la déchromatinisation progressive des chromosomes et de leurs anastomoses, aboutit à la formation du réseau caractéristique de l'état de repos.

B. — NOYAU EUCHROMOCENTRIQUE.

Convolvulus soldanella L.

Dans la région méristématique où les cellules se divisent activement, les noyaux quiescents possèdent une forme sphérique et renferment trois éléments, un suc nucléaire, un nucléole, des euchromocentres au sens de GRÉGOIRE (1932).

1° *Suc nucléaire.* — Toute la cavité nucléaire est occupée par une substance plus ou moins grisâtre, d'aspect absolument homogène. On ne peut y distinguer d'organisation réticulée et en dehors des corpuscules chromatiques et du nucléole, on n'y voit aucune différenciation.

2° *Nucléole.* — Il est situé au centre, volumineux, et presque toujours unique, avec un contour arrondi. Après la coloration en noir par l'hématoxyline au fer, il présente souvent une partie centrale plus claire, et une partie périphérique plus foncée.

3° *Les euchromocentres.* — On sait que V. GRÉGOIRE a donné le nom de Euchromocentres aux portions centrales ou médianes des chromosomes qui restent chromatiques dans le noyau au repos, tandis que les extrémités ont perdu cette propriété.

D'autre part ROSENBERG avait, dès 1904 signalé l'existence de granulations particulières, désignées ensuite sous le nom de prochromosomes par OVERTON (1905), chromocentres par BACCARINI, (1908), caryosomes par LUNDEGARDH (1910).

En 1931, EICHHORN établit une distinction entre ces différentes catégories et définit deux types de noyaux, le type prochromosomique et le type chromocentrique.

Le premier est caractérisé par une grande homogénéité en

interphase, le second montre toujours une structure réticulée ; sur le réseau peuvent exister ou non en interphase des chromocentres. A ce dernier type se rapportent les espèces précédemment étudiées *Convolvulus arvensis*, *C. cantabrica*, *Ipomea purpurea*.

A la suite de critiques de M^{me} DOUTRELIGNE, élève de GRÉGOIRE, EICHHORN a repris en particulier l'étude de la mitose chez les Cucurbitacées. Il a reconnu que chez cette famille les granules chromatiques interphasiques n'ont pas la même évolution que ceux des noyaux prochromosomiques qu'il avait auparavant décrits.

Il les considère donc comme des chromocentres, désignant uniquement comme prochromosomes les granules interphasiques des noyaux du type *Cochlearia*. Mais alors il reste à savoir si les euchromocentres tels que les a décrits M^{me} DOUTRELIGNE et qui montrent des caractères bien distinctifs de ceux des prochromosomes au sens de EICHHORN, doivent être véritablement considérés ainsi que le voudrait ce dernier auteur, comme des chromocentres un peu particuliers.

Il semblerait rationnel de ne pas chercher à assimiler l'une à l'autre deux catégories de corpuscules qui présentent des évolutions différentes. C'est la conclusion qui se dégage d'ailleurs de la Note de GAZET DU CHATELIER (1936) où l'auteur insiste sur le fait que chaque euchromocentre est toujours à l'origine d'un chromosome. Par contre le nombre des chromocentres sur un réseau n'a, le plus souvent, rien à voir avec le nombre définitif des chromosomes.

Les modifications que subit l'euchromocentre au cours de la prophase sont également très éloignées de celles qui caractérisent le chromocentre.

Placés contre la membrane nucléaire, les euchromocentres se présentent sous la forme de petits granules chromatiques, arrondis ou légèrement allongés, dans ce dernier cas, ils présentent un étranglement transversal, qui leur donne l'aspect d'une haltère. Leur nombre diffère d'une cellule à l'autre mais est toujours inférieur à 22 qui est le nombre diploïde des chromosomes.

1. — Prophase.

Les phénomènes prophasiques présentent ici moins de complication que dans le cas précédent.

A côté des noyaux des cellules méristématiques qui sont au repos cinétique, on en voit d'autres qui présentent quelques modifications concernant seulement les euchromocentres.

Le nucléole ne subira aucun changement jusqu'à près de la fin de la prophase. Le suc nucléaire garde également sa teinte grisâtre et son aspect homogène comme dans le stade interphasique. La modification touche d'abord les euchromocentres (Pl. IV, fig. 62). Appliqués contre la membrane nucléaire, ils commencent à prendre un calibre plus grand, tandis qu'ils présentent tous un étranglement net.

A un stade plus avancé de la prophase on constate l'augmentation de volume du noyau; et l'apparition de trainées achromatiques de part et d'autre du corps nettement dédoublé des euchromocentres (Pl. IV, fig. 63). Ces trainées sont à peine plus grises, et paraissent plus denses que la substance achromatique environnante. C'est pourquoi elles sont difficiles à observer.

Ces trainées commencent à s'accroître; les euchromocentres présentent une partie médiane plus ou moins arquée en forme d'haltère, plus épaisse et plus chromatique qu'au stade précédent; tandis que les extrémités achromatiques peuvent être suivies sur une certaine longueur (Pl. IV, fig. 64).

Bientôt ces prolongements achromatiques deviendront le siège d'une chromatinisation progressive (Pl. IV, fig. 65), pour aboutir à la formation des longs cordons dont la taille maxima (Pl. IV, fig. 66) est presque double de celle des chromosomes définitifs.

Ces filaments longs uniformément colorés sur toute leur étendue vont être le siège de deux phénomènes importants: raccourcissement et division longitudinale, qui marquent l'étape finale de la période prophasique.

Ils commencent à devenir de plus en plus épais, prenant alors

intensément la coloration noire par l'hématoxyline ferrique (Pl. IV, fig. 67-68).

Le clivage avait apparu dès le moment où les euchromocentres se prolongeaient par des trainées achromatiques ; en effet les extrémités de ces trainées se montrent bifurquées, et, à mesure qu'elles se chromatinisent, il apparaît sur toute leur longueur des points clairs, qui finissent par se fusionner pour donner une zone claire qui sera la zone de séparation des futurs chromosomes (Pl. IV, fig. 68).

A la fin de la prophase les deux calottes polaires commencent à se différencier dans le protoplasme, et vont bientôt envahir la cavité nucléaire pour donner l'aire fusoriale ; à ce moment le nucléole devenu plus petit, lors de la séparation de la membrane nucléaire disparaît et se dissout dans la substance fusoriale, tandis que les chromosomes tendent à se ranger dans le plan équatorial du fuseau.

2 . — Métaphase et anaphase.

La disposition des chromosomes sur la plaque équatoriale est exactement la même que chez les espèces précédentes.

Les chromosomes sont couchés presque en entier dans le plan perpendiculaire au grand axe du fuseau. Les chromosomes-fils sont deux à deux superposés dans toute leur longueur de sorte qu'une vue polaire montre seulement des chromosomes paraissant indivis au nombre (diploïde) de 22 (Pl. IV, fig. 70).

Le fuseau est toujours parfaitement homogène et nettement délimité à l'égard du protoplasme, dans les préparations fixées par de bons réactifs ; au contraire il est fibreux ou lamelleux à la suite de l'emploi de fixateurs défectueux.

Les chromosomes sont contenus entièrement dans la substance fusoriale ; vus de l'équateur ils ont la forme de petits bâtonnets arqués. Lors de l'émigration aux pôles les chromosomes-fils superposés deux à deux commencent à se séparer pour atteindre chacun le pôle correspondant. Cet écartement commence tout d'abord à

la partie médiane de chaque couple de chromosomes ainsi que nous montre la figure 69 de la Pl. IV où l'un de ces couples est rejeté hors de l'équateur.

A mesure que les chromosomes-fils s'écartent, la partie du fuseau qui se trouve entre ces deux couronnes chromosomiques (Pl. IV, fig. 71) devient plus claire que le reste du fuseau.

Au cours de l'ascension polaire les chromosomes restent distincts les uns des autres, et présentent une forme coudée, qui leur donne l'aspect d'un hameçon ; mais déjà avant d'arriver aux pôles ils se montrent plus gonflés et plus ramassés.

3. — Télophase.

Les chromosomes arrivés aux pôles constituent deux couronnes dans lesquelles ils sont serrés, mais indépendants les uns des autres. En même temps que la membrane nucléaire apparaissent de petites gouttelettes noires, qui sont vraisemblablement l'ébauche du nucléole. Ces gouttelettes sont d'abord nombreuses et en contact avec des chromosomes, mais ne tardent pas à se fusionner pour donner deux, trois ou quatre masses plus volumineuses à contours irréguliers plus ou moins arrondis, qui finalement confluent pour former le corps nucléolaire proprement dit. Parallèlement à la formation de ces gouttelettes mais à l'inverse de ce qui s'était produit dans la période prophasique, on constate une déchromatinisation partielle des chromosomes, qui finalement donnent des euchromocentres.

Résumé et conclusions. — Nous avons exposé et décrit la mitose de deux types de noyaux ; le noyau réticulé et le noyau du type euchromocentrique.

A. — *Le noyau réticulé.* Le réseau présente l'aspect d'un filet constitué par un certain nombre de filaments ténus qui occupent toute la cavité nucléaire.

Ils s'entrecroisent et s'épaississent en divers points et prennent un aspect granuleux.

Le réseau nucléaire est constitué suivant STRASBURGER (1905)

par deux substances morphologiquement différentes ; l'une peu colorable, la linine, forme la trame du réseau ; l'autre chromatophile, la chromatine, est disposée en granules autonomes sur la trame achromatique.

C'est la théorie « chromomérique » combattue par V. GRÉGOIRE (1906) qui soutient que le réseau est constitué par une seule substance plus ou moins condensée en divers points et destinée à s'imprégner de chromatine au début de la prophase.

Nos observations personnelles sont favorables à cette dernière opinion. Dans notre matériel, les filaments achromatiques s'imprègnent de chromatine pendant la prophase à la suite de la concentration de cette substance, la chromaticité des chromosomes augmente et leur aspect devient de plus en plus homogène. Toutefois il faut noter qu'on peut rencontrer des granules sur le réseau des noyaux réticulés quiescents; ce sont des corpuscules chromatiques qui ont persisté après le stade télophasique, et qui s'incorporent dans les chromosomes hors de la prophase suivante.

B. — *Noyau du type euchromocentrique*. — Chez les *Convolvulus soldanella* et *C. sepium*, le noyau quiescent renferme un volumineux nucléole sphérique placé au centre et des granulations chromatiques arrondies, ou plus ou moins allongées en haltère. D'après leur comportement pendant la mitose ces granulations chromatiques correspondent exactement aux euchromocentres de V. GRÉGOIRE (1932).

C. — *Nucléole*. — Jusqu'à l'heure actuelle, le rôle que joue le nucléole dans la caryocinèse, est resté une des énigmes de la cytologie. Un certain nombre d'auteurs croient à la continuité morphologique du nucléole, c'est-à-dire à la division du corps nucléaire en deux fragments qui entreraient dans les noyaux-fils (ZIRLKE, 1928, GHIMPU, 1930, etc.).

La plupart des cytologistes admettent au contraire une disparition complète du nucléole au cours de la cinèse et une apparition nouvelle en télophase. Mais la période de la disparition du

nucléole différera suivant ces auteurs. Il est généralement admis que le nucléole disparaît complètement à la fin de la prophase.

La seule observation antérieure concernant les Convolvulacées est celle toute récente de PERSY (1935). Il a constaté que chez *Convolvulus sepium* le nucléole, qui n'a pendant la période prophasique aucun contact avec les chromosomes est relié à la plaque métaphasique par une sorte de trainée peu chromatique. A l'anaphase toute relation avec les chromosomes est interrompue, le nucléole se fragmente ou non suivant le cas et finalement il émigre dans le cytoplasme.

Dans notre matériel le nucléole unique et volumineux persiste jusqu'à un stade avancé et diminue seulement de volume à la fin de la prophase. En métaphase, il se montre relié par quelques tractus moins chromatiques aux corps chromosomiques. (Pl. I. fig. 15 et Pl. III. fig. 52). Bientôt il abandonne ceux-ci et se trouve en état de petits fragments dans l'aire fusoriale (Pl. III. fig. 53). Il finira de perdre toute ou une partie de sa substance qui sera probablement dissoute dans le corps fusorial, et le reste sera rejeté et resorbé dans le cytoplasme.

Chez *C. cantabrica* le nucléole peut avoir une persistance encore plus marquée. Situé sur la plaque équatoriale, il s'étire et se fragmente en deux (Pl. II. fig. 29). Chaque moitié se dirigera vers le pôle (Pl. II. fig. 30-31) et restera visible dans le cytoplasme au voisinage des pôles du fuseau, pendant toute la période anaphasique (Pl. II. fig. 32) et la période télophasique (Pl. II. fig. 34).

Cette persistance exceptionnelle du nucléole doit être considérée d'après TISCHLER (1921) comme le résultat d'un excès de substance nucléolaire.

Nous venons de faire allusion aux rapports du nucléole avec le corps chromosomique; la question mérite d'être examinée de plus près. D'après WAGER (1904) à partir du stade interphasique, certaines fibres du réseau, « suspending-fibres », se mettent en contact avec le nucléole. Ce dernier déverse une partie de sa substance chromatique par l'intermédiaire de ces « suspending-

fibres » pour la formation des chromosomes, et l'autre partie sert au stade métaphasique à la constitution du fuseau.

VAN CAMPS (1924) chez *Clivia miniata* a constaté d'une façon générale un contact intime entre les chromosomes et le nucléole avec transport de chromatine qui, passant du nucléole sur les chromosomes, perd son caractère acidophile et devient basophile.

Par contre un certain nombre d'auteurs, MARTINS-MANO (1905), FREW et BOWEN (1930), EICHHORN (1931), etc., n'admettent aucun contact entre les chromosomes et le nucléole.

J'ai constaté personnellement des phénomènes de contact dans les noyaux du type réticulé, sinon pendant le stade interphasique, où la finesse de la trame s'oppose à toute vérification, du moins pendant toute la durée de la prophase où quelques filaments chromatiques en voie de différenciation, entrent incontestablement en rapport avec le nucléole; ce dernier peut même se déformer dans ces circonstances (V. p. 104-106); mais je demeure persuadé que ce contact n'est, peut-être, qu'accidentel (action du fixateur ?) et qu'il n'y a pas de déversement nécessaire de matière chromatique au sens de WAGER ou de VAN CAMPS.

Il ne saurait, d'ailleurs, en être question dans les noyaux du type euchromocentrique, chez lesquels l'absence de toute relation entre nucléole et euchromocentres est certaine à la prophase. Le nucléole n'a donc rien à voir directement, pendant la prophase avec la chromatinisation progressive des rubans chromosomiques; sa diminution de volume est-elle en rapport avec ce phénomène ? C'est là le point obscur de la question.

La reconstitution du nucléole en télophase est en quelque sorte la contre-partie du problème discuté dans les lignes précédentes. La plupart des auteurs admettent l'existence d'un rapport entre cette reconstitution et l'évolution chromosomique mais ne l'interprètent pas de la même façon.

La provenance directe du nucléole par fusion de quelques chromosomes normaux WAGER (1904) ou de quelques chromosomes spéciaux GEORGEVITCH (1908) est niée par la plupart des cytologistes. DE SMET (1914) a retrouvé chez *Lupinus albus* un fait

intéressant déjà signalé par STRABURGER (1888) et que j'ai revu dans mon matériel (V. p. 103), celui de la symétrie nucléolaire ; DE SMET en a tiré la conclusion suivante : « Les nucléoles ne sont pas des chromosomes, ni des fragments de chromosomes. Mais le fait non connu jusqu'ici, que la substance nucléolaire non seulement apparaît à la télophase en connexion avec les chromosomes, mais encore se trouve répartie d'une façon symétrique dans les deux noyaux-sœurs, ne peut s'expliquer qu'en admettant, à la télophase une relation génétique, entre chromosomes et substance nucléolaire, en ce sens que les chromosomes, d'une façon ou d'une autre, contribuent à la formation de la substance nucléolaire ».

Point de vue accepté par DE LITARDIÈRE (1921), EICHHORN (1931) et d'autres cytologistes.

Cette participation des chromosomes à l'élaboration de la substance nucléolaire peut être comprise de diverses manières.

Pour VAN CAMP (1924) il y aurait dissociation du corps chromosomique, constitué d'un complexe d'éléments dont une partie serait libérée pour contribuer à l'édification du corps nucléolaire. A mon avis il s'agit plutôt d'une sorte de sécrétion. J'ai en effet, déjà signalé (V. p. 103, 108) qu'à la suite du tassement polaire et de la formation de la nouvelle membrane nucléaire, les chromosomes s'écartent progressivement les uns des autres dans la cavité nucléaire agrandie et émettent de nombreuses petites gouttelettes ; ces dernières se fusionnant entre elles et en donnant des masses plus volumineuses qui tendent à prendre une disposition symétrique dans les deux noyaux-fils.

Finalement toutes ces masses se réunissent pour former la masse unique du nucléole.

Le nucléole à la fin de la télophase possède des dimensions plus grandes, et contient une substance apparemment beaucoup plus abondante que celle que les chromosomes semblent pouvoir lui fournir. On peut se demander d'où provient cette différence ?

Nous avons précédemment expliqué que lors de la métaphase, une partie du corps nucléolaire se dissout dans le corps fusorial. Il se peut qu'en télophase la partie dissoute réapparaisse sous la

forme de petites gouttelettes, qui venant se confondre avec celles de provenances chromosomiques donnent ainsi le nucléole proprement dit.

D. — AUTONOMIE ET PERMANENCE DES CHROMOSOMES.

La question de l'individualité et de la permanence des chromosomes est encore une des plus controversées.

J'ai suivi avec le plus grand soin les divers stades du cycle évolutif des chromosomes, dans la cinèse somatique et n'ai jamais constaté, à la télophase, soit une dissolution complète des chromosomes, décrite par P. DELLA VALLE ou par CHAMPY, soit un fusionnement de ces chromosomes, au sens de GEORGEVITCH ou de WAGER. Dans les noyaux réticulés le réseau se transforme pendant la prophase en un certain nombre de filaments longs, qui se chromatinsent progressivement pour donner, après leur raccourcissement, un nombre déterminé de chromosomes. Inversement à la télophase ces chromosomes subissent des modifications régressives, partiellement d'ordre chimique, déterminant leur déchromatinisation, pour aboutir à la formation du nucléole et du réseau.

Dans le cas des noyaux du type euchromocentrique la persistance partielle des chromosomes affirmée encore récemment par M^{me} DOUTRELIGNE (1933) est évidente.

A la télophase les chromosomes de ces noyaux ne subissent la déchromatinisation que sur une partie de leur longueur ; la région médiane échappe à ce phénomène, et conserve sa chromatécité durant toute la période interphasique. A la prophase la partie médiane restée chromatique devient le point de départ de la formation de chaque nouveau chromosome.

Il me paraît utile de donner ici un tableau contenant le nombre des chromosomes dans les espèces que j'ai étudiées.

Convolvulus	tricolor.....	2 n = 20
C.	cantabrica.....	2 n = 30
C.	sepium.....	2 n = 22
C.	soldanella.....	2 n = 22
C.	arvensis (environ).....	2 n = 54
Ipomea	purpurea.....	2 n = 30
Ipomea	nil.....	2 n = 30

TISCHLER dans son traité de 1922 signale le nombre de chromosomes chez *I. nil*, $n = 12$ à 14. Par contre IMAI (Y) et KANNA (B) (1934), en cherchant l'emplacement de gènes chez cette espèce, ont signalé occasionnellement que le nombre haploïde des chromosomes est de 15 ; mes observations personnelles concordent avec ce résultat.

CHAPITRE IX

EVOLUTION DU POLLEN.

Les phénomènes morphologiques et cytologiques les plus essentiels de l'évolution staminale chez les Angiospermes concernent le tissu nourricier (tapis) et les cellules-mères du pollen (cellules sporogènes).

A. — ÉVOLUTION DE L'ASSISE NOURRICIÈRE.

Convolvulus arvensis L.

Conformément à l'opinion de WARMING (1873) les cellules de l'assise sporogène et l'ensemble des éléments sous-épidermiques de la paroi externe des futurs sacs polliniques prennent leur origine à partir de l'assise sous-épidermique du bourgeon staminal.

De bonne heure, les cellules de cette assise dans le massif staminal se distinguent nettement des cellules environnantes par leurs noyaux volumineux, et leur cytoplasme dense.

Les cellules de cette assise, après un cloisonnement tangentiel donnent naissance à deux assises, la plus interne est l'assise sporogène, l'autre est l'assise pariétale primordiale. Cette dernière se dédouble pour donner, à l'intérieur l'assise nourricière proprement dite, et à l'extérieur une assise cellulaire qui se dédoublera

encore pour donner naissance à deux ou trois assises, la plus extérieure se différenciera enfin en assise mécanique ; les autres sont transitoires.

Au moment où ces dernières assises sont complètement individualisées les cellules de l'assise nourricière se distinguent des autres cellules végétatives par leur cytoplasme dense et leur nucléole volumineux, caractères que nous avons rencontrés dans les cellules méristématiques.

A un moment donné, mais bien avant le réveil cinétique des cellules de l'assise sporogène, les noyaux de cette assise nourricière subissent une division, suivant le mode normal. La division du noyau n'étant pas suivie de segmentation cellulaire, on constate, à un moment donné, que toutes les cellules s'allongent dans le sens radial (Pl. X fig. 128). Plus tard vers le temps où les cellules-mères des grains de pollen sont au stade de synapsis les noyaux de ces cellules binucléées se divisent à leur tour, et les cellules deviennent tétranucléées.

Les noyaux ainsi constitués vont se fusionner, soit deux à deux pour donner deux noyaux tétraploïdes (Pl. X, fig. 129), soit tous les quatre pour former un noyau polyvalent. Les noyaux tétraploïdes sont plus ou moins elliptiques, avec ou sans étranglement médian. Ils possèdent deux nucléoles, et des grains de chromatine épars dans toute la cavité nucléaire. Les noyaux polyvalents sont sensiblement allongés.

Pendant l'allongement du sac pollinique, ces noyaux polyvalents peuvent à leur tour se diviser pour augmenter le nombre des cellules de cette assise, suivant une cinèse morphologiquement différente de la mitose normale : C'est la cinèse hyperchromatique signalée déjà par beaucoup d'auteurs.

Dans la région connectivale le tissu nourricier provient simplement de la différenciation des cellules contiguës au massif pollinique.

Les cellules du tapis staminal ainsi évoluées, conservent leur forme et leur arrangement jusqu'au moment de la formation des grains de pollen ; elles entrent alors en dégénérescence.

Dans les autres espèces : *C. tricolor*, *C. cantabrica*, *C. soldanella*, *C. sepium*, *Ipomea purpurea*, *I. nil*, que j'ai étudiées, les cloisonnements se font dans le même ordre, et toujours à partir de l'assise sous-épidermique, formant ainsi une série d'assises à cellules disposées radialement de l'intérieur vers l'extérieur. On distingue ainsi : l'assise sporogène, l'assise nourricière proprement dite, une à deux assises transitoires, l'assise mécanique, enfin l'épiderme.

L'évolution nucléaire dans les cellules nourricières est analogue à celle que j'ai décrite chez *C. arvensis*.

B. — EVOLUTION DES CELLULES-MERES DU POLLEN.

Convolvulus arvensis L.

I. Division hétérotypique.

Au moment où les cellules-mères du pollen sont définitivement constituées, elles forment au centre du futur sac pollinique un massif compact de cellules polyédriques, volumineuses, étroitement unies aux cellules nourricières.

Chacune d'elles, limitée à l'extérieur par une membrane mince possède un noyau et un cytoplasme dense et granuleux. Le noyau jeune, à l'état de repos, ne diffère des noyaux des cellules avoisinantes que par sa dimension plus grande. Il présente à l'intérieur de sa membrane un réseau et un nucléole. (Pl. V. fig. 81).

Le réseau n'offre pas de particularité notable; il a l'aspect d'un filet, constitué par un certain nombre de filaments achromatiques entrecroisés exactement comme dans le noyau des cellules somatiques.

Le nucléole inclus dans les mailles du réseau, est généralement unique, arrondi, situé au centre, parfois vacuolisé.

Certains noyaux contiennent, en outre, de petits corps arrondis au voisinage et même parfois en relation avec le nucléole. Ces corpuscules ont l'aspect, et la structure du nucléole, mais les dimensions sont beaucoup plus réduites,

Le stade présynaptique de la prophase hétérotypique mâle comprend la période de l'évolution du noyau de la cellule-mère des grains de pollen, qui part de l'état de repos, et aboutit au moment où les filaments chromatiques vont subir une contraction. Le début de la prophase hétérotypique rappelle celui de la prophase somatique. Il y a augmentation de volume du noyau, tandis que le réseau se transforme en filaments.

Sur la fig. 82 (Pl. V) le réseau n'est pas complètement transformé en filaments, et on reconnaît encore au bord du noyau une partie du réseau. Les filaments ainsi formés sont très minces, et très longs; ils remplissent presque toute la cavité nucléaire. Ils sont très sinueux, à contours très réguliers. Ils s'enchevêtrent et présentent des dispositions diverses. Quelquefois deux filaments apparaissent côte à côte, sur une certaine longueur, puis ils s'écartent, pour se rapprocher un peu plus loin, et s'écarter de nouveau.

La fig. 83 (Pl. V) représente un stade légèrement plus avancé, dans lequel la plupart des filaments sont nettement entortillés. Ces deux figures correspondent bien au stade que VON WINIWARTEK (1900) a nommé stade *leptotène*.

Les filaments, à ce stade sont-ils continus? Question difficile et sur laquelle les opinions des auteurs sont discordantes. Le noyau entre alors en synapsis.

On sait que ce stade exclusivement caractéristique de la mitose hétérotypique consiste en une contraction progressive des filaments chromatiques dans une seule région de la cavité nucléaire. Dans la fig. 84 (Pl. V), les filaments entortillés du stade leptotène, ont déjà abandonné une grande partie de la cavité nucléaire pour se rassembler dans une même région. Néanmoins dans le reste de la cavité nucléaire qui semble vide, on constate parfois la présence de quelques filaments entortillés (Pl. V. fig. 84 et 85) nettement composés de deux filaments irrégulièrement enroulés. Les progrès de la contraction synaptique aboutissent à la formation d'un amas dense, appliqué contre la membrane, dans lequel on distingue encore des filaments minces et près duquel est venu se placer le nucléole (Pl. V. fig. 85). La rétraction peut encore s'accroître;

il en résulte une sorte de magma compact dans lequel il est difficile de distinguer les divers éléments nucléaires qui n'occupent qu'un très petit volume de la cavité nucléaire; le noyau est à ce stade, nettement polarisé. Une coupe longitudinale faite dans un bouton floral, pour observer un grand nombre des cellules-mères polliniques, nous montre que :

1° La contraction se réalise dans tous les sens.

2° Il y a synchronisme dans l'évolution cinétique de toutes les cellules qui se trouvent dans chaque sac pollinique.

Le stade synapsis paraît être un des stades les plus durables de la prophase; c'est celui que l'on rencontre le plus souvent dans les préparations.

A la suite de la contraction synaptique, on voit sortir de la masse compacte quelques filaments, dont l'épaisseur est nettement plus accentuée que celle des filaments du stade leptotène (Pl. V. fig. 86-87). Cet épaississement provient de l'accolement de deux filaments congénères, dont nous avons noté précédemment l'enroulement l'un autour de l'autre. Les filaments continuent à se dérouler, et ils envahissent progressivement tout l'espace laissé vide au stade précédent (Pl. V. fig. 87-88) formant un spirème plus ou moins continu dont les éléments deviennent plus épais, offrant ainsi une chromaticité de plus en plus intense et un aspect homogène sur toute leur longueur.

Les filaments du spirème, semblent quelques temps indivis, mais bientôt deviennent le siège d'une fragmentation (Pl. V. fig. 89-90). La fig. 90 montre que les filaments conjugués du stade précédent se sont raccourcis, et commencent à se séparer au niveau de leur extrémité.

La fig. 91 (Pl. V) est particulièrement intéressante parce qu'elle montre que les rubans chromosomiques sont encore plus raccourcis, et que la séparation entre les deux filaments conjugués est presque achevée. Les filaments de chaque paire restent rarement parallèles; le plus souvent ils s'enroulent plus ou moins l'un sur l'autre.

Au moment de la diacinèse, le noyau a atteint son volume

maximum. Les filaments doubles du stade précédent, vont se raccourcir jusqu'à atteindre la taille définitive des gemini (Pl. V. fig. 92 et 93) ; la figure 92 dessinée à un très fort grossissement montre diverses formes de gemini.

Dès la fin du stade précédent on pouvait constater que les deux filaments entortillés l'un sur l'autre présentent un début de clivage longitudinal, clivage qui s'étend peu à peu sur toute la longueur des éléments de chacun des gemini.

La membrane nucléaire disparaît alors et l'aire fusoriale qui a commencé à se former dès la fin du stade précédent, vient envahir la cavité nucléaire.

Les gemini se trouvent dès maintenant disposés sur la plaque équatoriale, et forment ainsi une masse compacte (Pl. V. fig. 94) surtout après l'emploi du réactif de BATAILLON qui fait gonfler les chromosomes.

Sur une vue de profil il est souvent difficile de se rendre compte de la forme et de la disposition des gemini. Le grand axe du fuseau, dans la majorité des cas, n'est pas très allongé. Le nucléole a totalement disparu.

Lors de l'ascension anaphasique, les chromosomes couplés des gemini se séparent de leurs partenaires, pour gagner les pôles correspondants; le nombre des chromosomes qui atteignent chaque pôle est ainsi réduit de moitié.

Arrivés aux pôles, ces chromosomes se montrent, comme dans une télophase somatique, bien tassés, mais indépendants les uns des autres.

Lors de la formation de la nouvelle membrane, ils s'écartent les uns des autres et leur observation devient ainsi plus commode (Pl. V. fig. 95). Les deux noyaux-fils ont d'abord la forme lenticulaire, mais à mesure que leur cavité se dilate, ils s'arrondissent et les chromosomes se répartissent à tous les niveaux.

Les chromosomes déjà clivés depuis la diacinèse précédente, ont la forme de deux petits bâtonnets plus ou moins arqués, plus ou moins parallèles ou entrecroisés. A la fin de cette période on note l'apparition d'un petit nucléole au sein du suc nucléaire,

en même temps que les chromosomes perdent un peu de leur chromaticité

II. — Mitose homéotypique.

Les deux noyaux ainsi formés s'apprêtent aussitôt pour une nouvelle division.

Au moment de la formation du fuseau, la membrane et le nucléole disparaissent, et les chromosomes vont se ranger sur la plaque équatoriale. Les deux fuseaux sont séparés de la masse commune du cytoplasme par une zone claire.

Les grands axes des deux fuseaux peuvent être soit parallèles (Pl. V. fig. 96) soit perpendiculaires (Pl. V. fig. 97) soit obliques l'un par rapport à l'autre.

Lors de l'anaphase, les chromosomes rangés sur la plaque équatoriale des deux fuseaux, vont s'écarter l'un de l'autre pour gagner le pôle correspondant.

La fig. 98 (Pl. V) montre un stade avancé de l'anaphase, dans lequel les deux couronnes sont perpendiculaires. Dans cette figure l'un des deux fuseaux, vu en long, présente deux couronnes chromosomiques, déjà écartées; l'autre fuseau, sectionné transversalement, montre nettement les chromosomes. Quoique ce stade paraisse se prêter assez bien à la numération, je ne suis cependant pas arrivé à compter le nombre exact des chromosomes chez cette espèce:

1° A cause de leur nombre relativement assez élevé;

2° Parce que sur une section transversale, ils ne se trouvent pas tous dans un même plan.

Dans la figure 97 (Pl. V) la plaque chromosomique paraît contenir 30 chromosomes (nombre haploïde); dans la figure 98 le nombre de ceux-ci est 28.

Les chromosomes arrivés aux pôles de chaque fuseau s'écarteront les uns des autres, après l'élaboration du suc nucléaire. Une membrane se forme autour de chacun d'eux; en même temps, il apparaît un petit nucléole, et nous avons ainsi quatre petits noyaux, disposés en tétrades (Pl. VI. fig. 99).

III. Développement du pollen.

Les tétrades, une fois formées, se dissocient et les jeunes grains de pollen ainsi formés vont se mélanger dans la cavité du suc pollinique avec les cellules de l'assise nourricière en voie de désorganisation. Dans ce milieu très nutritif les grains de pollen augmentent de volume, et prendront une forme ovoïde plus ou moins allongée.

Le noyau s'y divise en deux suivant le mode ordinaire; une membrane plasmique apparaît à travers le protoplasme et le divise en deux cellules-filles inégales: La grande cellule à noyau arrondi plus volumineux que l'autre, et protoplasme abondant et dense, renfermant des matières nutritives, est la cellule végétative. La petite cellule en forme de lentille possède un noyau plus petit; c'est la cellule mère des gamètes. Le grain de pollen entièrement développé possède deux membranes; l'intine de nature cellulosique, l'exine de nature cellulosique plus ou moins cutinisée (Pl. VI, fig. 100 et 101). Cette dernière demeure assez mince suivant trois zones; partout ailleurs elle présente dans toute son épaisseur des lignes rayonnantes prolongées à la surface par des sortes de piquants. L'intine s'épaissit légèrement en face des zones minces de l'exine.

Convolvulus cantabrica L.

Le comportement du noyau des cellules-mères des grains de pollen chez cette espèce rappelle celui de *C. arvensis*. Le noyau possède une membrane, un réseau et un nucléole, qui n'offrent rien de particulier.

En prophase, la cavité nucléolaire augmente de volume, le réseau se transforme en filaments minces et sinueux; c'est le stade leptotène. Quand ces filaments sont bien dégagés du réseau on constate que parmi eux, quelques-uns présentent une tendance à se rapprocher de leur voisin puis finissent par s'enrouler l'un sur l'autre. Au stade synapsis, les filaments minces du stade précédent

qui occupent toute la cavité nucléaire, subissent une contraction et viennent se ramasser dans une seule région de cette cavité (Pl. VI, fig. 102).

Quelquefois, dans l'espace laissé vide, on aperçoit, échappés de la contraction, quelques filaments entortillés deux à deux et s'écartant l'un de l'autre de place en place. Le nucléole suit aussi la rétraction des filaments, et va se placer près de la membrane nucléaire.

La contraction, plus ou moins intense, détermine la formation d'un amas compact situé contre la membrane, et n'occupant qu'une petite partie du volume de la cavité nucléaire.

Bientôt ces filaments contractés commencent à se détendre et vont envahir progressivement toute la cavité nucléaire.

La fig. 103 (Pl. VI) représente un stade de spirème, dans lequel les filaments ne sont pas encore entièrement déroulés.

La fig. 104 (Pl. VI) correspond à la fin du déroulement spirématique et montre un certain nombre de filaments sans ordre à l'intérieur du noyau et possédant une épaisseur plus grande que celles des filaments des stades précédents.

Cet épaississement provient, comme nous l'avons déjà dit, des filaments entortillés. De plus on peut suivre tout le parcours de ces filaments doubles, enchevêtrés, et même arriver à déterminer le nombre de leurs tronçons, nombre relativement réduit chez cette espèce.

Les filaments paraissent indivis sur toute leur longueur ; cependant ils ne tardent pas à se dédoubler en deux filaments distincts qui vont s'entortiller l'un sur l'autre (Pl. VI, fig. 105).

A un stade plus avancé et plus tardivement que dans le *C. arvensis* se produit le clivage des filaments, manifesté tout d'abord par la bifurcation de l'extrémité des filaments couplés. Ces filaments congénères doivent encore se raccourcir pour atteindre la taille définitive des gemini (Pl. VI, fig. 106-107). La fig. 107 représente la diacinèse ; les gemini ont des formes diverses et dans quelques-uns d'entre eux les chromosomes partenaires sont clivés sur toute leur longueur.

A la fin de ce stade le fuseau se forme, et va occuper toute la cavité nucléaire ; les gémîni se disposent en plaque équatoriale. A l'anaphase les chromosomes partenaires se séparent pour gagner les pôles correspondants. La suite des phénomènes cinétiques jusqu'à l'achèvement du pollen ne présente aucune particularité notable.

La fig. 108 (Pl. VI) montre une métaphase de la deuxième cinèse, où les axes des deux fuseaux sont perpendiculaires l'un à l'autre. L'un des fuseaux est vu en longueur, l'autre est représenté par une section transversale, sur laquelle sont disposés 15 chromosomes. Ce qui est le nombre haploïde de cette espèce. Ce nombre correspond bien à la moitié des chromosomes que nous avons comptés dans la cinèse somatique (Voir Pl. II, fig. 28).

A la fin de la télophase, les tétrades polliniques se détachent les unes des autres, et tombent dans la cavité du sac pollinique. Les grains de pollen grossissent en se nourrissant aux dépens des cellules de l'assise nourricière ; leur développement ultérieur se poursuit comme chez *C. arvensis*.

C. tricolor L.

L'évolution de la cellule-mère des grains de pollen chez cette espèce est exactement conforme aux deux cas précédents.

Au stade de spirème les filaments retractés dans l'amas synaptique commencent progressivement à se dérouler pour occuper de nouveau toute la cavité nucléaire.

La fig. 109 (Pl. VI) représente un stade de spirème, avec filaments épais occupant toute la cavité nucléaire et que l'on parvient à compter grâce à leur nombre réduit.

Les phénomènes qui se déroulent ensuite dans les deux cinèses méiotiques s'effectuent exactement suivant les mêmes modalités que dans les espèces précédentes.

La fig. 110 (Pl. VI) montre une plaque équatoriale de la deuxième cinèse avec dix chromosomes, qui correspondent au nombre haploïde de cette espèce.

La structure définitive du pollen ne diffère guère de celle des espèces précédentes.

C. soldanella L.

Au moment où les cellules-mères des grains de pollen sont définitivement constituées, elles se distinguent des cellules environnantes par leur noyau volumineux et leur cytoplasme dense. Conformément au noyau des cellules somatiques, les noyaux jeunes des cellules sporogènes sont dépourvus de réseau; ils ne possèdent qu'un nucléole relativement volumineux situé au centre, et un certain nombre de granules chromatiques appliqués contre la membrane nucléaire.

Lors du réveil cinétique le noyau grossit, ses granules deviennent plus nets, puis chacun s'allonge de part et d'autre par un trait; à une période avancée du développement toute la cavité nucléaire est occupée par un certain nombre de filaments minces à contours irréguliers.

Pendant la période synaptique les filaments commencent à se rassembler graduellement dans une seule région de la cavité nucléaire autour du nucléole. Quand la concentration synaptique a atteint le maximum, il arrive souvent que la masse nucléolaire prend la forme d'une masse arrondie mais totalement décolorée. La suite des phénomènes cinétiques ne présente pas de particularité notable.

Ipomea purpurea Roth.

Le grain de pollen de cette espèce a été étudié par BEER (1911). Les cellules-mères des grains de pollen placées les unes contre les autres à l'état de repos constituent une masse compacte. Elles se distinguent par leur cytoplasme dense, et leur noyau volumineux. Le début du mouvement cinétique se manifeste ici comme chez les espèces précédentes, par l'augmentation de volume du noyau et la formation de filaments aux dépens du réseau (Pl. VI. fig. 111-112). Ces filaments sont très longs et minces, ils occupent toute la cavité nucléaire, c'est le stade leptotène.

La fig. 113 (Pl. VI) présente un stade avancé de ces filaments, dont la disposition est assez remarquable, manifestant une tendance à un rapprochement deux à deux plus ou moins parallèlement sur une certaine longueur ; puis ils s'écartent et s'accolent de nouveau ; parfois même ils peuvent s'entrelacer l'un autour de l'autre dès ce stade.

Ces filaments appariés, commencent alors à se contracter, en abandonnant progressivement la plus grande partie de la cavité nucléaire.

Les fig. 114 et 115 (Pl. VI) représentent le stade synapsis, dans lequel les filaments sont amassés autour du nucléole.

Au moment de la contraction maxima les filaments forment une masse très compacte, mais on peut encore distinguer la nature filamenteuse de ce magma.

Les fig. 116, 117 et 118 (Pl. VII) représentent trois stades successifs du développement du spirème par extension des filaments qui vont se répandre progressivement dans toute la cavité nucléaire.

Les filaments sont maintenant notablement plus épais que ceux de l'étape présynaptique et paraissent indivis par suite de l'accrolement étroit des deux filaments appariés du stade précédent ; chaque filament a donc une valeur double.

Ces filaments vont bientôt se dédoubler, pour former ultérieurement les *gemini*.

La suite des phénomènes est conforme à ce qui a été décrit dans les espèces précédentes.

Le grain de pollen mûr est caractérisé par l'ornementation de l'exine, dont la membrane jaune, fortement cutinisée, présente de volumineux piquants et des pores (Pl. VII, fig. 119) ; au-dessous de chaque pore, l'intine présente comme d'habitude un léger épaississement cellulosique.

Résumé et conclusions. — Le mécanisme des cinèses de maturation (méiose) se déroulant suivant le schéma hétéro-homéotypique est bien connu, aujourd'hui, dans ses traits généraux ; des divergences subsistent cependant surtout à l'égard de la prophase

hétérotypique, stade le plus long, le plus compliqué et sans doute le plus important, en raison de son rôle dans l'accouplement et la séparation des chromosomes sexuels. Dans mon matériel, les préliminaires de la prophase hétérotypique ressemblent aux phénomènes initiaux de la cinèse somatique, jusqu'à la période de rapprochement et d'enroulement réciproque des filaments chromatiques appariés.

La rétraction consécutive, interprétée par quelques auteurs comme un artefact (dû aux fixateurs), est certainement un phénomène naturel car, avec une technique identique, je n'ai jamais constaté rien de semblable dans la cinèse somatique ; cette contraction se produit d'ailleurs toujours de la même manière et au même moment pendant le cours de la cinèse hétérotypique.

A la suite du synapsis, la cavité du noyau est envahie par des filaments épais, dont l'épaisseur provient de l'accrolement longitudinal des filaments appariés. L'ensemble de ces filaments épais constitue un spirème dont la continuité initiale est possible, mais n'a pu être établie avec certitude dans mon matériel.

A un stade plus avancé, il se montre composé d'un certain nombre de tronçons, particulièrement nets dans les espèces telles que le *Convolvulus tricolor* où le nombre de ces tronçons est assez réduit. Ces tronçons d'abord épais et indivis se dédoublent progressivement en même temps qu'ils se raccourcissent pour former finalement les gemini.

Ce dédoublement est accompagné, dans chacun des partenaires des gemini, par un début de clivage longitudinal destiné à subsister pendant tout le reste de la mitose hétérotypique : ce clivage est un phénomène précurseur, préparant d'avance la formation des chromosomes-fils, dont la séparation se produira pendant la mitose homéotypique.

La prophase homéotypique a une durée très courte ; l'anaphase correspond à la séparation et à la migration polaire des chromosomes-fils, dont le nombre est le nombre haploïde caractéristique de chaque espèce.

CHAPITRE X

EVOLUTION DE L'OVULE ET FECONDATION.

Dans l'énorme bibliographie accumulée depuis HOFMEISTER (1877) sur l'évolution du sac embryonnaire des Angiospermes, les Convolvulacées n'occupent qu'une place insignifiante; à ma connaissance seul PETERS (1908) a étudié le début de ces phénomènes dans *Convolvulus arvensis* et *C. sepium*.

Convolvulus arvensis L.

L'ovule provient en entier du parenchyme sous-épidermique des parois de l'ovaire. Au début de son développement, un certain nombre de cellules de l'assise sous-épidermique se divisent plusieurs fois, refoulant ainsi les cellules de l'assise épidermique vers l'intérieur de la cavité carpellaire. On assiste ainsi à la formation d'un petit mamelon saillant dans la cavité de l'ovaire. A un moment donné, l'une des cellules sous-épidermiques situées presque au sommet de ce mamelon, mais un peu latéralement, s'allonge et se distingue nettement des cellules avoisinantes par son noyau volumineux, et l'aspect dense du protoplasme. C'est la cellule-mère primordiale du sac embryonnaire (fig. XLIX). Cette cellule privilégiée continue à s'allonger et repousse de plus en plus les cellules de l'assise épidermique, formant ainsi une saillie dans

la cavité carpellaire : cette saillie est l'ébauche du nucelle. En même temps, de part et d'autre de cette saillie nucellaire, un certain

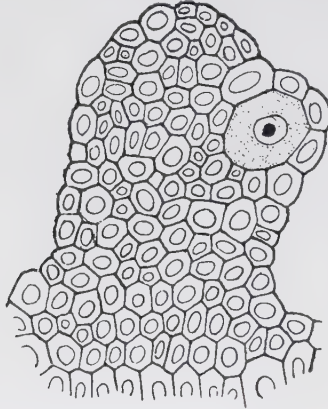


Fig. XLIX. — *Convolvulus arvensis* L. Coupe longitudinale dans un ovule très jeune.

nombre de cellules de l'assise sous-épidermique entrent en activité et se divisent en produisant deux petites protubérances qui sont le point de départ du tégument (fig. L).

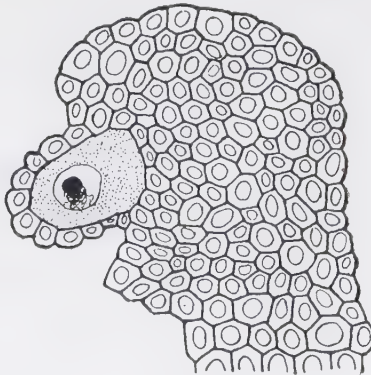


Fig. L. — *Convolvulus arvensis* L. Coupe longitudinale dans un ovule plus âgé.

Le noyau de la cellule primordiale, qui jusqu'alors était à l'état de repos, subit deux divisions successives ; la première division est hétérotypique, la seconde homéotypique ; les quatre noyaux haploïdes ainsi engendrés se placent les uns au-dessus des autres, dans quatre cellules superposées, limitées par des membranes cellulodiques ; la plus inférieure de ces cellules, qui est la cellule-mère définitive, augmente considérablement de taille et devient directement le sac embryonnaire.

Par suite de cet accroissement de volume les parois des trois autres cellules-filles superposées, ainsi que celles des cellules de l'assise épidermique, sont distendues et finissent par être complètement résorbées, de telle sorte qu'en définitive les parois du sac embryonnaire se trouvent directement en contact avec des cellules du tégument.

Les deux protubérances du stade précédent, qui étaient l'ébauche de deux lobes du tégument se développent et viennent progressivement recouvrir le sac embryonnaire. Pendant cette période, la partie supérieure du tégument s'accroît plus rapidement que la partie inférieure ; au bout d'un certain temps, elle dépasse le sommet du sac embryonnaire, et s'incurve vers le bas, tout en provoquant une légère inflexion du sac.

Les bords ainsi rapprochés du tégument forment le canal micropylaire. La figure LI représente un ovule adulte anatrope en section longitudinale axiale.

Cet ovule comprend :

1° Au centre le nucelle composé d'un nombre réduit de cellules ; l'une d'entre elles, volumineuse, occupant seule presque tout le volume nucellaire, est la cellule-mère définitive du sac embryonnaire, surmontée par trois cellules-filles superposées en voie de regression (membranes disposées transversalement repoussées contre l'épiderme).

Le nucelle est recouvert d'une assise de cellules épidermiques qui possèdent les parois étirées et même déchiquetées à la suite de l'allongement du sac embryonnaire.

2° Un tégument épais, paraissant formé de deux lobes inégaux et délimitant le canal micropylaire.

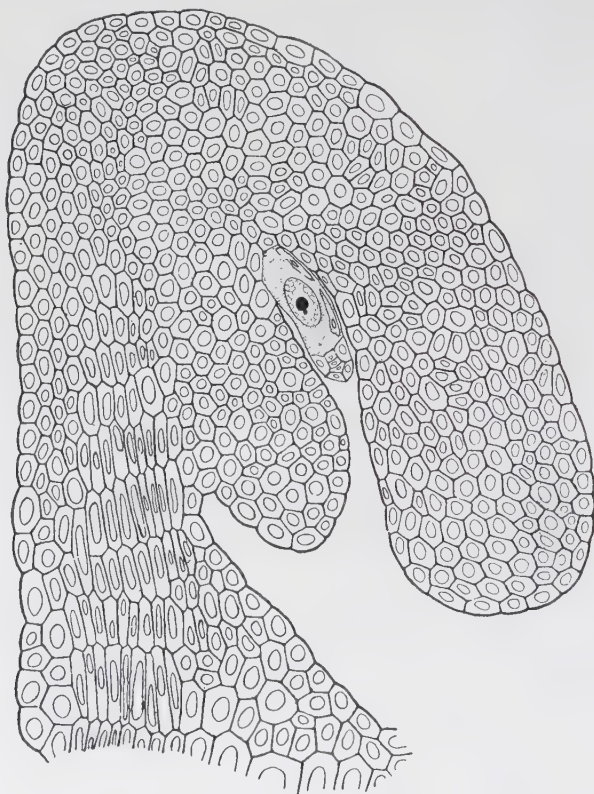


Fig. LI. — *C. arvensis* L. Coupe longitudinale dans un ovule encore plus âgé.

Dans les ovules âgés le canal s'étrangle et devient méconnaissable.

3° Un funicule court, rattachant l'ovule à la paroi ovarienne par une zone placentaire large. Dans le funicule on ne distingue pas encore la différenciation du faisceau vasculaire; ce dernier est représenté par un certain nombre de cellules qui dès la base

du funicule s'allongent en direction du sommet. Funicule et tégument possèdent un épiderme externe formé par une assise de cellules dont les parois sont légèrement plus épaisses.

La cellule-mère définitive du sac embryonnaire grandit encore; son noyau haploïde, à un moment donné, subit une division normale. Les deux noyaux ainsi formés s'éloignant l'un de l'autre, vont chacun à une extrémité et s'entourent chacun d'une masse protoplasmique; au centre du sac apparaît une grande vacuole (Pl. VII. fig. 120). Bientôt chacun de ces deux noyaux se divise et le sac contient à ce moment quatre noyaux vacuolisés; la vacuole centrale devient plus grande (Pl. VII. fig. 121).

Ces quatre noyaux se divisent encore une dernière fois suivant le processus ordinaire (Pl. VII. fig. 122) et on assiste ainsi à la formation de huit noyaux, disposés suivant deux tétrades aux deux extrémités. Un noyau de chacune de ces tétrades, appelé noyau polaire, s'isole. Ces deux noyaux vont vers le centre à la rencontre l'un de l'autre et se fusionnent pour former le noyau secondaire, avant l'acte de la fécondation (Pl. VIII, fig. 123).

Les trois noyaux du sommet du sac, près du micropyle, accompagnés d'une masse protoplasmique, s'entourent d'une membrane albuminoïde. La cellule placée dans l'axe même du sac embryonnaire, et qui possède un nucléole légèrement plus petit, est l'oosphère, les deux autres situées plus latéralement sont les deux synergides. Peu à peu les deux synergides s'allongent en pointe au sommet, formant deux masses pyriformes; à la base de chacune d'elles tout près de leur noyau, se creuse une vacuole volumineuse. Les trois noyaux de la tétrade opposée, possédant chacun un nucléole plus petit, accompagné d'une masse plus réduite de protoplasme, s'entourent également chacun d'une membrane, formant ainsi trois petites cellules individualisées, accolées ou légèrement écartées, qui sont les antipodes.

Les antipodes n'ont qu'une courte durée et disparaissent avant la fusion des deux noyaux polaires.

Le sac embryonnaire contient donc, au moment de la fécondation, au centre le noyau secondaire, entouré d'une masse proto-

plasmique, et au sommet, près du micropyle, l'oosphère et deux synergides.

La germination du pollen est rapide ; après avoir traversé le tissu conducteur du style, le tube pollinique rampe sur le placenta et le funicule pour atteindre le micropyle.

Parvenu au canal micropylaire, ce tube s'avance rapidement vers le sommet du sac embryonnaire et se met en contact avec l'une des synergides, dont la substance se gélifie pour livrer passage au contenu du tube pollinique.

Dans le matériel fixé et coloré par l'hématoxyline, le tube pollinique retient intensément le colorant de sorte que l'étude de son contenu est très difficile. Il se montre sous l'aspect d'un boyau allongé uniformément noir, intensément granuleux, rétréci au passage du canal micropylaire, élargi après sa pénétration dans le sac embryonnaire (Pl. IX, fig. 125).

La synergide qui a reçu le contenu du tube pollinique se présente sous la forme d'une masse granuleuse dense, fortement colorée en noir ; on n'y reconnaît plus la grande vacuole de sa base.

Pendant la descente du tube pollinique dans le tissu conducteur, le noyau générateur s'est divisé en deux sous la forme de deux corps ovoïdes.

Le noyau végétatif s'est complètement déformé au moment de la pénétration des deux gamètes mâles et d'une partie du protoplasme dans la synergide. L'un des deux gamètes s'oriente d'abord vers l'oosphère ; il grossit légèrement au contact de cette dernière et devient rapidement invisible. Dans la fig. 125 (Pl. IX) on voit que l'oosphère est entourée d'une masse protoplasmique, très vacuolisée à la périphérie, dense au contact de la membrane nucléaire. C'est dans cette partie du protoplasme que se trouve le gamète mâle, appliqué contre la membrane du noyau femelle. Quand la fusion entre le gamète mâle et l'oosphère a eu lieu, on constate dans le noyau de l'œuf proprement dit, sans qu'il ait augmenté de volume, la présence de plusieurs corps nucléolaires.

Le deuxième gamète mâle s'est dirigé vers le noyau secondaire, s'accôle en un point quelconque de ce dernier et se fusionne avec

lui. A la suite de cette « double fécondation » l'œuf et le noyau secondaire restent provisoirement à l'état de repos. Bientôt le noyau secondaire commence à se diviser pour donner naissance à l'albumen, et l'œuf encore à l'état de repos ne tardera pas à se diviser pour former l'embryon.

La membrane du tube pollinique reste appliquée par son extrémité contre une des synergides et conserve son diamètre, après la fécondation et même à un stade avancé du développement de l'ovule en graine.

L'évolution du sac embryonnaire des autres espèces étudiées est en tous points analogues à celle de *C. arvensis*.

En résumé la cellule-mère primordiale du sac embryonnaire se divise deux fois successivement avec réduction chromatique pour engendrer quatre cellules haploïdes. L'une de ces dernières devient la cellule-mère définitive du sac embryonnaire dont l'évolution est entièrement conforme au type classique chez les Angiospermes.

CHAPITRE XI.

PLASTES ET CHONDRIOSOMES.

Nous devons à J. MOTTE (1928) une « mise au point historique très complète » de la question des *leucites* de VAN TIEGHEM (Janvier 1882) correspondant aux plastides de A. F. W. SCHIMPER (Octobre 1882) et auxquels il paraît avantageux d'attribuer la dénomination de plastes d'après les « amyloplastes » de ERRERA (Mai 1882). Quant aux chondriosomes, au sens de BENDA et de MEVES, ils ont été signalés pour la première fois dans des cellules végétales, sinon par MEVES lui-même (1904) du moins par LEWITSKY (1910); mais c'est Karl RUDOLPH qui a, le premier, soutenu en 1912, l'existence chez les végétaux chlorophylliens de deux catégories indépendantes d'organites, de nature différente, les chromatophores (=plastides) et les chondriosomes, entre lesquels n'existe *aucune relation génétique*. Il est toutefois certain que les plastes très jeunes ou bien profondément modifiés par régression peuvent présenter des caractères microphysiques et histochimiques plus ou moins identiques à ceux des chondriosomes proprement dits (1); il est alors à peu près impossible soit dans les cellules très jeunes soit dans certaines cellules très évoluées « éléments reproducteurs, etc. ».

(1) « Chondriosomes inactifs » de Guilliermond.

de faire le départ entre les plastes authentiques et les véritables chondriosomes; c'est pourquoi je n'en ai pas séparé l'étude dans les paragraphes suivants qui concernent l'évolution des plastes et des chondriosomes dans la plantule et dans les éléments sexuels des Convolvulacées.

A. — DANS LA PLANTULE.

J'ai étendu ces recherches aux plantules de *Convolvulus arvensis*, *C. tricolor*, *C. soldanella*, *C. sepium*, *Ipomea purpurea*, *I. nil*.

Convolvulus arvensis L.

Au sommet de la racine, dans une plantule fixée par le réactif de Regaud, et au voisinage de la cellule initiale, on distingue des cellules qui possèdent un cytoplasme dense, creusé de petites vacuoles, dans lequel les méthodes mitochondriales révèlent l'existence d'un mélange de mitochondries granuleuses et de courts bâtonnets (Pl. X. fig. 126).

La forme granuleuse est ici la plus fréquente. Parmi ces granulations, quelques-unes sont juxtaposées deux par deux en forme d'haltères donnant l'impression d'un acte de multiplication de ces organites. Il est impossible, à ce stade, de distinguer parmi ces éléments ceux qui sont destinés à devenir des plastes, ou des chondriosomes proprement dits, car ils ont la même forme.

Dans une région plus éloignée mais toujours dans la zone méristématique active, (Pl. IV. fig. 77) les cellules contiennent les mêmes sortes d'éléments; seulement ici un certain nombre d'entre eux deviennent le centre de l'élaboration de l'amidon; en un point quelconque de la longueur de ces organites apparaît une petite vésicule qui grossit progressivement dans laquelle se trouvent les grains d'amidon: ce sont des plastes.

Dans une région plus éloignée du sommet de la racine et dans laquelle l'activité cinétique s'est atténuée légèrement, le cytoplasme des cellules du cylindre central est creusé d'un certain nombre

de vacuoles plus volumineuses. Le chondriome est représenté par des chondriocontes allongés et onduleux, des mitochondries granuleuses et des petits bâtonnets (Pl. IV. fig. 78).

Désormais, les amyloplastes, plus ou moins allongés, se distinguent facilement des chondriosomes inactifs, parce qu'ils renferment en un ou plusieurs points de leur longueur des grains d'amidon simples ou composés.

Je n'insisterai pas sur la forme de ces grains que j'ai représentés dans les figures citées.

Dans les cellules parenchymateuses corticales, le chondriome est représenté, comme dans le cas précédent, par des mitochondries et des bâtonnets plus courts, mais légèrement plus épais; les plastes possèdent dans cette région une activité plus intense, au point de vue de l'élaboration des grains d'amidon composés (Pl. IV. fig. 79 et Pl. X. fig. 127).

Ipomea purpurea Roth.

Le chondriome dans la racine de cette espèce se présente avec les mêmes particularités que chez *C. arvensis*.

La figure 80 (Pl. IV) montre une cellule du cylindre central, dans laquelle on reconnaît des chondriocontes et des mitochondries. Un certain nombre de chondriocontes présentent des étranglements, donnant l'impression d'une segmentation de l'élément primitif.

Les plastes générateurs d'amidon renferment à l'intérieur de la partie élargie de leur corps des grains de formes variées. Ces plastes sont représentés également par des formes granuleuses et des bâtonnets.

Les autres espèces étudiées ne présentent aucune particularité en ce qui concerne l'évolution du chondriome dans leurs organes souterrains.

Le chondriome des cellules méristématiques du jeune bourgeon terminal rappelle celui de la racine. Les deux catégories de ces éléments, plastes et chondriosomes inactifs se trouvent à l'état granuleux ou en bâtonnets.

Dans les cellules sous-méristématiques (cellules de l'épiderme, de parenchyme cortical, et parenchyme médullaire) dont les noyaux petits, rejetés avec peu de cytoplasme contre la membrane, ne se divisent plus, on distingue rarement des chondriocontes allongés. Le chondriome est représenté ici surtout par des mitochondries granuleuses et de courts bâtonnets, et les plastes sont abondants.

B. — DANS LES ORGANES SEXUELS.

C'est seulement à partir de 1910 qu'a débuté réellement l'étude méthodique des différenciations cytoplasmiques dans les cellules de l'appareil reproducteur des Angiospermes.

Mes recherches personnelles concernent exclusivement l'étamine et le sac embryonnaire du *Convolvulus arvensis*.

I. — Assise nourricière.

Autour des très jeunes cellules-mères polliniques, les cellules de l'assise nourricière, se distinguent par des noyaux à nucléole volumineux et cytoplasme granuleux, dense, creusé de petites vacuoles. Le chondriome est alors représenté par des mitochondries et des bâtonnets courts.

Au moment où les noyaux des cellules de l'assise sporogène ont atteint leur volume maximum, les cellules de l'assise nourricière s'allongent légèrement dans le sens radial de la cavité pollinique, et les plastes amylogènes se distinguent dans le cytoplasme des chondriosomes représentés par des formes granuleuses ou de courts bâtonnets (Pl. X. fig. 128).

À l'époque du synapsis les cellules du tapis, sensiblement allongées, devenues binucléées (V. p. 121) contiennent des vacuoles plus volumineuses parmi lesquelles une ou deux se distinguent souvent par leurs grandes dimensions (Pl. X. fig. 129). Ces vacuoles contiennent généralement des précipités granuleux, plus ou moins arrondis, qui persistent avec tous les réactifs. Avec le liquide de

REGAUD, ces corpuscules prennent une coloration jaune d'or, ce sont des composés phénoliques ou tannoïdes (GUILLIERMOND).

Dans les coupes fixées par le liquide de CHAMPY, on trouve également des granulations graisseuses, brunies par l'acide osmique. A partir de ce stade jusqu'à la formation des tétrades, les cellules binucléées du tapis s'allongent davantage et prennent l'aspect papilleux (Pour l'évolution des noyaux, voir ci-dessus p. 120, 121). Les vacuoles grossissent encore, et les deux plus volumineuses d'entre elles se trouvent placées de préférence du côté où la cellule nourricière touche la cavité pollinique.

L'existence dans ces vacuoles, de précipités phénoliques accumulés en abondance, et de matières nutritives, rend confuses les coupes colorées après fixation par le liquide de REGAUD. Les coupes fixées par le réactif de CHAMPY montrent dans le cytoplasme une accumulation de gouttelettes graisseuses plus volumineuses qu'au stade précédent (Pl. X. fig. 139).

Au moment de la libération des tétrades, les vacuoles les plus volumineuses déversent leur contenu dans la cavité pollinique, et se fragmentent en petites vacuoles.

Dans le cytoplasme on distingue nettement, en abondance, des substances tannoïdes et des matières graisseuses, ainsi que des plastes et des mitochondries.

Vers la fin du développement du pollen, l'assise transitoire disparaît progressivement. Les cellules du tapis, qui étaient en contact d'un côté avec l'assise sporogène, et de l'autre avec l'assise transitoire, prennent désormais un autre aspect.

Débarrassées des matières nutritives déjà déversées dans la cavité pollinique, elles se déforment ; leurs parois se plissent, elles subissent un affaissement et même quelquefois une dislocation qui a pour résultat de répandre les éléments du tapis entre les grains de pollen mûrs.

Dans les parties ainsi disloquées on distingue encore les noyaux polyvalents en dégénérescence, les plastes et les mitochondries, avec des gouttelettes graisseuses et des précipités phénoliques.

II. — *Cellules-mères polliniques.*

Les jeunes cellules-mères des grains de pollen chez *C. arvensis* possèdent une forme polyédrique, avec un noyau à nucléole volumineux et un cytoplasme dense parsemé de très petites vacuoles.

Au début, les plastes ne se distinguent pas nettement des chondriosomes inactifs ; ces derniers sont représentés par un ensemble de mitochondries et de bâtonnets courts. Mais, au moment où le volume des noyaux a atteint le maximum, on constate l'existence d'un certain nombre de plastes reconnaissables par ce fait qu'ils grossissent notablement, et contiennent dans leur intérieur un petit grain d'amidon (Pl. X. fig. 131). Dans le matériel fixé par le réactif de CHAMPY, on aperçoit, réparties dans le cytoplasme, des gouttelettes graisseuses, en nombre relativement réduit.

Au stade du synapsis, le cytoplasme contient des vacuoles plus volumineuses. Le chondriome est représenté par des mitochondries granuleuses et de courts bâtonnets. L'abondance particulière de la forme granuleuse provient, soit de la multiplication des mitochondries primitives (forme en haltère) soit simplement de la segmentation des chondriocontes, car on en trouve un certain nombre qui se scindent en chapelets de grains qui sont des chondriomites (Pl. X. fig. 132).

Les plastes plus abondants présentent les mêmes caractères qu'au stade précédent. A la métaphase hétérotypique, chondriosomes et plastes très nombreux ne sont plus guère représentés que par des formes granuleuses. Il en est de même au moment de la formation des tétrades (Pl. X. fig. 133) ; le volume des vacuoles augmente et les plastes amylogènes, globuleux, sont très nombreux. Au sein de ces plastes on observe toutes les phases d'élaboration de la formation des grains d'amidon, simples ou composés. Depuis la formation des tétrades jusqu'à la période de leur maturation, le chondriome des grains de pollen n'est représenté que par la forme granuleuse ; les plastes y sont abondants, portant dans leur intérieur des grains d'amidon simples ou composés. Dans le maté-

riel fixé par le réactif de CHAMPY, on constate l'existence d'un nombre relativement élevé de gouttelettes graisseuses.

III. — *Sac embryonnaire.*

La cellule-mère primordiale du sac embryonnaire se distingue dès le début des cellules voisines par son noyau volumineux et l'aspect dense de son cytoplasme, qui est creusé de petites vacuoles plus ou moins arrondies. Le chondriome est constitué par des chondriocontes courts et des mitochondries granuleuses. Pendant la période d'allongement du sac embryonnaire, jusqu'au moment où le noyau de la cellule-mère subit la première mitose, le chondriome ne change pas d'aspect. Cependant on constate nettement une diminution du nombre des chondriocontes, qui manifestent une tendance notable à la forme granuleuse.

Parmi ces bâtonnets courts, il y en a un certain nombre qui présentent des étranglements sur toute leur longueur, en prenant l'aspect d'un chapelet. Certaines mitochondries, rapprochées deux par deux et reliées par une partie amincie offrant l'aspect d'une haltère, donnent l'impression d'une multiplication du nombre des mitochondries.

Dès ce stade se manifeste l'existence de produits graisseux qui brunissent par le liquide de Mèves.

Au stade de la maturation du sac embryonnaire, et au moment où les synergides et les antipodes sont définitivement constituées, la cavité du sac est occupée par de grosses vacuoles ; le cytoplasme, fortement vacuolisé, reste seulement dense autour des noyaux (Pl. XI, fig. 134).

Le chondriome est représenté uniquement par des mitochondries granuleuses en nombre considérable ; il faut noter aussi l'abondance des inclusions graisseuses et l'absence de plastes amylogènes.

Résumé et conclusions. — D'une manière générale, on peut considérer comme démontrée l'existence d'un chondriome perma-

nent dans le cytoplasme des cellules de presque tous les êtres vivants.

Aux chondriosomes « inactifs » au sens de GUILLIERMOND s'ajoutent dans les cellules des végétaux chlorophylliens les *plastés* chargés de l'élaboration de l'amidon, de la chlorophylle, etc. Nous avons déjà signalé la difficulté sinon l'impossibilité de distinguer les plastés des chondriosomes proprement dits dans les éléments très jeunes ou dans des éléments très évolués, comme les éléments reproducteurs.

Dans le sac embryonnaire, où mes observations ne sont malheureusement pas très complètes, l'évolution de ces enclaves cytoplasmiques m'a paru suivre la même marche que dans la cellule-mère des grains de pollen.

Au moment où la cellule-mère primordiale du sac embryonnaire se distingue par son volume des cellules voisines, le chondriome est constitué par des grains et de petits bâtonnets.

A partir de la période de la méiose, jusqu'à la fin de la période d'accroissement, le nombre des chondriocoques diminue progressivement, de sorte qu'au moment où le sac embryonnaire a achevé son développement, le chondriome est exclusivement représenté par des mitochondries.

Le chondriome des cellules-mères jeunes des grains de pollen est formé par des mitochondries et des chondriocoques courts; les plastés ne sont pas distincts. Mais un peu plus tard, au moment où les noyaux des cellules sporogènes subissent le phénomène méiotique, leur existence est révélée par leur taille supérieure et par l'élaboration des grains d'amidon. Il en est de même dans les cellules de l'assise nourricière; à la même époque dans ces cellules se produit aussi une accumulation de globules graisseux, dont le mode de formation n'est pas entièrement élucidé. Les volumineuses vacuoles de ces cellules ont accumulé les substances nutritives, sous la forme d'un liquide qui sera déversé dans la cavité pollinique, lors de la formation des tétrades.

L'assise nourricière « est dans le règne végétal la seule assise qui soit spécialisée en vue de remplir une fonction trophique et qui

présente en même temps, la disposition des cellules glandulaires animales, c'est-à-dire une localisation autour d'une cavité dans laquelle est excrété le produit de sécrétion » (M^{me} G. PY, 1932). Les composés phénoliques abondent. Dans *C. arvensis*, ces substances apparaissent dès le début du développement de l'assise nourricière, avant le stade de synapsis ; d'ailleurs ce n'est pas un produit spécial au tapis ; je l'ai trouvé en abondance dans les cellules de tous les organes de la plante, sauf dans le sac embryonnaire.

Au moment de la libération des tétrades, les vacuoles déversent leur contenu dans la cavité des sacs polliniques ; c'est à la suite de cette évacuation que commence la dégénérescence du tapis. Désormais le cytoplasme des cellules de cette assise devient grossièrement granuleux et ne renferme que de nombreuses petites vacuoles sans contours définis, de gros globules graisseux et des précipités phénoliques.

MASCRÉ (1921) a considéré comme un signe de dégénérescence la formation des masses graisseuses.

Ce fait m'amène occasionnellement à rappeler brièvement la nature du tapis.

GœBEL (1901) distingue deux sortes de tapis :

A. — Les tapis *plasmodiaux* caractérisés par le fait que les parois cellulaires se détruisent. Leur contenu se répand sous une forme compacte dans la cavité pollinique pour la nutrition des éléments reproducteurs.

B. — Les tapis *sécréteurs* dont les parois cellulaires persistent jusqu'à la maturation des germes ; ces derniers se nourrissent aux dépens d'une matière secrétée par le tapis.

D'une manière générale on considérerait que le premier type était plus répandu chez les Angiospermes tandis que le second était surtout représenté chez les Ptéridophytes. Mais, à la suite des travaux de MASCRÉ (1921-1928) et de M^{me} PY (1932) il semble aujourd'hui que le type du tapis sécréteur est assez fréquent chez les Angiospermes.

J'ai déjà signalé la persistance tardive de l'assise nourricière

jusqu'au moment de la déhiscence de l'anthère où les membranes des grains de pollen sont complètement différenciées.

Après la disparition de l'assise transitoire, les éléments du tapis en dégénérescence subissent un affaissement ; vidés de leur contenu, ils se déforment, leurs parois se plissent, et il arrive même qu'ils se disloquent en lambeaux épars dans la cavité pollinique, entre les grains de pollen. Dans ces fragments on observe facilement des gouttelettes graisseuses, des mitochondries et des granules tannoïdes.

Le tapis du *Convolvulus arvensis* serait donc un nouvel exemple de tapis sécréteur.

CHAPITRE XII.

CONCLUSIONS GENERALES.

I

L'étude ontogénique de l'évolution de l'appareil conducteur dans les plantules d'âges différents de quelques espèces de Convolvulacées m'amène aux conclusions suivantes.

L'appareil conducteur, dans la racine d'une plantule jeune est composé de quatre faisceaux libériens alternant avec quatre faisceaux ligneux. Ces derniers sont formés chacun d'un petit nombre de vaisseaux superposés, dans le sens radial avec différenciation centripète (vaisseaux alternes).

Dans la racine des plantules un peu plus âgées apparaissent de part et d'autre de ces premiers vaisseaux, un certain nombre d'autres vaisseaux de bois qui, par rapport aux groupes libériens voisins, présentent d'abord une disposition intermédiaire, puis une disposition sous-jacente (dite superposée).

Dans les cotylédons et la tige hypocotylée l'appareil conducteur vasculaire présente aussi avec l'âge les trois phases successives alterne, intermédiaire et superposée, mais à mesure que l'on se rapproche du sommet de la plantule les vaisseaux alternes et intermédiaires les plus anciennement différenciés se détruisent, tandis

que les vaisseaux à disposition intermédiaire les derniers formés et ceux à disposition superposée ont un développement plus hâtif ; il y a donc continuité structurale de la racine aux cotylédons.

L'activité de la zone cambiale est précoce. De bonne heure on voit le tissu secondaire apparaître dans les cotylédons et au sommet de la tigelle, puis il gagne progressivement vers la partie inférieure de la plantule.

Le liber interne a une origine fasciculaire. Il se différencie aux dépens de cellules possédant tous les caractères de cellules destinées à former le bois et le liber externe. Dans la plantule il peut se différencier aux dépens des cellules procambiales, mais toujours postérieurement aux autres éléments conducteurs.

Dans la tige, où la formation du tissu secondaire est hâtive, il prend naissance aux dépens des cellules de ce tissu qui donnent également du bois secondaire.

La différenciation des faisceaux libériens et ligneux secondaires dans le tissu de nature cambiale se fait suivant le type normal chez les Angiospermes. Dans l'ébauche méristématique de la tige proprement dite, les premiers éléments conducteurs se différencient dans le tissu secondaire, par conséquent ils sont d'âge plus récent que les faisceaux alternes de la racine.

Dans les plantules adultes les divers organes s'épaississent à la suite du fonctionnement de trois assises génératrices.

La première contribue à la formation du périderme.

La deuxième entre les groupes libériens et les faisceaux ligneux primitifs contribue à la formation des tissus secondaires conducteurs normaux avec tendance marquée à la prépondérance dans le sens centrifuge, donnant ainsi naissance à des vaisseaux ligneux à large calibre et aux fibres ligneuses.

La troisième apparaît plus à l'intérieur entre les premiers éléments ligneux et le liber interne, donnant un tissu qui se différencie exclusivement en liber interne.

L'anneau vasculaire de formation secondaire présente sur tout son pourtour une épaisseur inégale ; cette inégalité s'accuse plutôt

dans les organes souterrains, de sorte que la plante perd dans ces régions la symétrie axile.

II

Chez les espèces de Convolvulacées étudiées, le comportement nucléaire des cellules somatiques à l'interphase se rattache à deux types différents :

Chez *Convolvulus arvensis*, *C. cantabriga*, *C. tricolor*, *Ipomea purpurea*, *I. nil*, la cavité nucléaire est occupée par un réseau de filaments minces achromatiques formant une sorte de filet et, en général, par un seul nucléole situé au centre.

Chez *Convolvulus soldanella*, *C. sepium*, la cavité nucléaire, en dehors d'un nucléole volumineux ne renferme qu'un certain nombre de corpuscules chromatiques nommés euchromocentres.

En prophase, dans les noyaux du premier type, le réseau se transforme en un certain nombre de filaments longs, qui, en se chromatinisant et en se raccourcissant, donnent les chromosomes définitifs. Dans les noyaux du second type, il apparaît, de part et d'autre des euchromocentres, des trainées achromatiques qui se chromatinisent progressivement donnant ainsi des filaments longs destinés à se raccourcir ensuite pour atteindre la taille définitive des chromosomes.

Le nucléole, chez toutes les espèces étudiées, persiste pendant toute la période prophasique, mais il diminue de volume. Il semble donc qu'il contribue en partie à la formation des chromosomes.

Pendant la période métaphasique le nucléole se montre quelquefois relié à un ou deux chromosomes par des trainées. Cette relation cesse finalement et le nucléole se dissout dans l'aire fusoriale ; dans le cas où il en reste encore quelques débris, ils sont rejetés par la suite dans le cytoplasme.

En métaphase, les chromosomes clivés se trouvent rangés sur la plaque équatoriale d'un fuseau qui paraît être homogène dans le matériel fixé par des réactifs modérés.

A la fin du stade anaphasique, les chromosomes se trouvent

lassés aux deux pôles. Bientôt apparaît une membrane autour d'eux délimitant ainsi la cavité nucléaire des deux noyaux-fils. La cavité nucléaire augmente de volume, les chromosomes s'étirent tout en restant anastomosés; ils subissent une modification probablement d'ordre chimique qui aboutit à leur déchromatinisation. Celle-ci, totale dans les noyaux du type réticulé, est partielle dans les noyaux du type euchromocentrique.

Le nucléole apparaît en télophase sous la forme de petits amas provenant probablement en partie des chromosomes et en partie de la réapparition de la substance nucléolaire dissoute dans l'aire fusoriale.

Dans le sac pollinique des Convolvulacées, j'ai constaté que l'assise nourricière et l'assise sporogène ont une origine commune, elles proviennent des cloisonnements répétés de l'assise sous-épidermique. Le cytoplasme des jeunes cellules de l'assise nourricière chez *C. arvensis* est au début granuleux, dense, creusé par de petites vacuoles. Les plastes à ce stade ne se distinguent pas des éléments du chondriome proprement dit constitué par des mitochondries et de courts bâtonnets.

Au cours du développement, les plastes se caractérisent de plus en plus nettement par leur activité élaboratrice; les vacuoles grossissent; quelques-unes deviennent très volumineuses, les matières nutritives et les précipités phénoliques s'accumulent dans leur intérieur. De plus, les produits graisseux deviennent de plus en plus abondants.

Vers la fin des cinèses de maturation, les cellules de l'assise nourricière déversent leur contenu dans la cavité du sac polliniques, puis elles commencent à dégénérer. Par conséquent les cellules de l'assise nourricière chez cette espèce se comportent comme un système sécréteur dans la nutrition des cellules-mères du pollen (cellules sporogènes).

Quant à la cinèse hétérotypique des cellules sporogènes, j'ai également signalé que les filaments ténus du début de la prophase se réunissent par paires pour se dissocier de nouveau après le synapsis.

Les phénomènes qui se déroulent ensuite ne présentent pas de particularité notable.

Le cytoplasme des jeunes cellules sporogènes est également au début granuleux, creusé de petites vacuoles; il renferme un chondriome constitué par des mitochondries et de courts bâtonnets, au milieu desquels on ne peut pas distinguer les plastes. Au cours du développement on assiste à la formation de produits gras; les plastes se distinguent par l'élaboration de l'amidon. Le chondriome offre une tendance à la forme granuleuse à partir du stade synapsis, de sorte qu'au moment de la formation des tétrades le chondriome est représenté uniquement par des mitochondries.

Le sac embryonnaire chez *C. arvensis* provient du développement d'une cellule du nucelle. Son noyau haploïde se divise trois fois successivement pour former deux groupes de quatre noyaux situés aux deux extrémités du sac embryonnaire.

Un noyau de chaque tétrade se dirige vers le centre du sac, ces deux noyaux se fusionnent avant l'acte de la fécondation, pour former le noyau secondaire du sac embryonnaire.

Les trois antipodes n'ont qu'une durée éphémère, elles disparaissent même avant la fécondation.

Après la pénétration du tube pollinique dans le sac embryonnaire les deux gamètes mâles avec le protoplasme qui les environne sont déversés dans une des deux synergides. L'un de ces deux gamètes va se fusionner avec l'oosphère, et l'autre est attiré par le noyau secondaire; c'est un nouvel exemple de la « double fécondation » au sens de GUIGNARD.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1908. — BACCARINI (J.). — Sulle cinesi vegetative del *Cynomorium coccineum* L. N. Giorn. Bot. ital., N. Ser., XV, p. 181-204.
1900. — BARANETZKY (M.-J.). — Recherches sur les faisceaux bicollatéraux. Ann. Sc. Nat. Bot. 8^e série, t. XII, p. 261-322.
1876. — BARY (De). — Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig.
1911. — BEER. — Studies in spore development. Annals of Botany. Vol. XXV, p. 199-214.
1891. — BENDA (C.). — Neue Mittheilungen über die Entwicklung der Gentiladrüsen und über die Metamorphose der Samenzellen. Arch. f. Anat. u. Physiol.: Physiol., Abtheil., p. 549-552, Leipzig.
1902. — BENDA (C.). — Die Mitochondria. Ergebn. d. Anat. u. Entwickl., 12, 743-781.
1900. — BONNIER (G.). — Sur l'ordre de formation des éléments du cylindre central dans la tige et la racine. C. R. Ac. Sc. Paris. T. 131, p. 781.
1900. — BONNIER (G.). — Sur la différenciation des tissus vasculaires de la feuille et de la tige. *Ibid.* p. 1276.
1922. — BUGNON (P.). — L'organisation libéro-ligneuse des cotylédons et de l'hypocotyle expliquée par la théorie du raccord chez la Mercuriale. (*Mercurialis annua* L.) Bull. Soc. Lin. Norm. 7^e série, vol. 5, p. 69-106.
1933. — BUGNON (P.). — La théorie de l'accélération basifuge et les phases évolutives de l'appareil conducteur chez les plantes à graines. Bull. Scient. de Bourgogne. T. III Dijon.
1924. — CAMP. (G. M. Van). — Le rôle du nucléole dans la caryo-

- cinèse somatique. (*Clivia miniata*). La Cell. T. 34, Fasc. I. p. 1-49.
1915. — CHAMBER (R.). — Micro-dissection studie on the germ cell. *Ibid.*, XLI, p. 290-299.
1913. — CHAMPY (Ch.). — Recherches sur la spermatogénèse des batraciens et les éléments accessoires du testicule. Archives de zoo'logie expérimentale, p. 13-304.
1927. — CHATTON (E.). — La micro-inclusion à l'Agar-paraffine, technique protisto'logique et embryologique. Bull. d'Histologie appliquée. T. 4, n° 9.
1911. — CHAUVEAUD (G.). — L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. Ann. Sc. Nat. Bot. Série IX, t. 13, p. 113-436.
1921. — CHAUVEAUD (G.). — La constitution des plantes vasculaires, révélée par leur ontogénie. 1 vol. XIII, 155 p. Paris.
1910. — CHERMEZON (H.). — Recherches anatomiques sur les plantes littorales. Ann. Sc. Nat. Bot. 9^e série. T. XII.
1849. — CLOS (D.). — Du collet chez les plantes. Ann. Sc. Nat. Bot. Série III. T. 13.
1888. — DANGEARD (P. A.). — Mode d'union de la tige et de la racine chez les Angiospermes. C. R. Ac. Sc. Paris.
1899. — DANGEARD (P.-A.). — Recherches sur le mode d'union de la tige et de la racine chez les Dicotylédones. Le Botaniste I.
1910. — DELLA VALLE (P.). — Le analogie fisico-chimiche della formazione e della dissoluzione dei cromosomi. Monit. ital., XX, p. 265.
1933. — DOUTRELIGNE (J.). — Chromosomes et nucléole dans les noyaux du type euchromocentrique. La Cell. T. XLII, fas. I, p. 32-100.
1931. — EICHHORN (A.). — Recherches caryologiques comparées chez les Angiospermes et les Gymnospermes. Arch. de Bot. V. Mém. n° 2.
1935. — EICHHORN (A.). — Nouvelles contributions à l'étude des végétaux à prochromosomes et à chromocentres. Revue de Cytologie et de Cytophysiologie végétales. T. I, fasc. 2, p. 150-172.
1882. — ERRERA (L.). — L'épiplasme des Ascomycètes et le glycogène des végétaux (Thèse d'agrégation, Bruxelles, 1882).

1893. — FLOT (L.). Recherches sur la zone pérимédullaire de la tige. Ann. Sc. Nat. Bot. 7^e série. T. XVIII. Paris.
1929. — FREW (P.) and BOWEN (R. H.). — Nucleolar behavior in the mitosis of plant cells. Quart. Journ. Microsc. Soc., LXXIII, p. 197-214.
1936. — GAZET DU CHATELIER (G.). — Un nouveau type de noyau interphasique. C. R. Ac. Sc. T. 202, p. 433.
1908. — GEORGEVITCH (P.). — Zur Nukleolusfrage. Beih. z. bot. Centralbl., XXIII, p. 45-53.
1880. — GERARD (R.). — Recherches sur la structure de l'axe, au-dessous des feuilles, chez les Dicotylédones. C. R. Ac. Sc. T. XC.
1881. — GERARD (R.). — Recherches sur le passage de la racine à la tige. Ann. Sc. Nat. Bot. 6^e série. T. II.
1930. — GHIMPU (V.). — Recherches cytologiques sur les genres *Hordeum*, *Acacia*, *Medicago*, *Vitis*, *Quercus*. Thèse Paris.
1901. — GOEBEL (K.). — Organographie der Pflanzen. Iena.
1906. — GREGOIRE (V.). — La structure de l'élément chromosomique au repos et en division, dans les cellules végétales. (Racine d'*Allium*). La Cell. T. 23, fasc. 2, p. 311-353.
1932. — GREGOIRE (V.). — Euchromocentres et chromosomes dans les végétaux. Bull. Ac. R. Belgique. 5^e série. T. 17, p. 1435-1448.
1933. — GUILLIERMOND (A.). — Les constituants morphologiques du cytoplasme : le chondriome. Actualités scientifiques et industrielles ; 170.
1872. — HANSTEIN. — Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen.
1851. — HARTIG. — Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Culturpflanzen. Berlin.
1885. — HERAIL (J.). — Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des Dicotylédones. Ann. Sc. Nat. Bot. 7^e série, T. 2, p. 203-314.
1848. — HOFMEISTER (W.). — Untersuchungen des Vorganges bei der Befruchtung der Œnothereen (Bot. Zeit., n^o 45, 5 nov. 1847). V. aussi Ann. Sc. Nat. 3^e série, IX, p. 65.
1926. — JEAN (M.). — Essai sur l'anatomie des Dicotylédones. Etudes des plantules. Le Botaniste, série 17, p. 225-355.

1891. — LAMOUNETTE (B.). — Recherches sur l'origine du liber interne. Ann. Sc. Nat. Bot. 7^e série, T. XI, p. 193-282.
1911. — LEWITSKY (G.). — Ueber die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. Ber. d. d. Bot. Ges.
1921. — LITARDIERE (R. De). — Recherches sur l'élément chromosomique, dans la caryocinèse somatique des Filicinées. La Cell. T. 31, 2^e fasc.
1887. — LIGNIER (O.). — Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthacées, Mélastomacées et Myrtacées. Arch. Bot. du Nord de la France. T. III.
1910. — LUNDEGARDH (H.). — Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger dikotyledonen Pflanzen ; Svensk Bot. Tids. III.
1905. — MARTINS-MANO. — Nucléole et chromosomes dans le méristème radiculaire du *Solanum tuberosum* et *Phaseolus vulgaris*. La Cell. T. 22, fasc. I, p. 57-77.
1921. — MASCRE (M.). — Recherches sur le développement de l'anthère chez les Solanées. Thèse, Paris.
1928. — MASCRE (M.). — Recherches sur le tapis staminal et le grain de pollen de l'*Arum maculatum*.
1900. — MEVES (F.). — Ueber den von V. la Valette Saint-Georges entdeckten Nebenkern (Mitochondrien Körper) der Samenzellen (Arch. Mikr. Anat. Bd. LVI, p. 553-606, Pl. XXVI-XXVII Bonn).
1904. — MEVES (F.). — Ueber das Vorkommen von Mitochondrien bezw. Chondromiten in Pflanzenzellen (Ber. d. d. Bot. Gez., Bd. XXII, p. 284, Berlin).
1928. — MOTTE (J.). — Contribution à la connaissance cytologique des *Muscinées*. Ann. Sc. Nat. Bot. 10^e série. T. X, p. 293-453.
1858. — NÆGELI (K.). — Ueber das Wachsthum. (Beiträge zur wiss. Botanik).
1905. — OVERTON (J. B.). — Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. wiss. Bot. 42, p. 121-153.
1935. — PERSY (J.). — Observation sur le comportement du nucléole dans la caryocinèse somatique de *Calystegia sepium* L. (*Convol. sepium* R. Br). Bull. Soc. Roy. Bot. de Belgique, T. LXVII, fasc. 2, p. 193.

1908. — PETERS (J.). — Vergleichende Untersuchungen über die Ausbildung der sexuellen Reproduktionorgane bei *Convolvulus* und *Cuscuta*. Diss. Zurich.
1882. — PETERSEN. — Ueber das Auftreten bicollateraler Gefäßbündel. Bot. Centralblatt. T. III.
1887. — PETIT (L.). Le pétiole des dicotylédones au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxonomie. Paris.
1932. — PY (G.). — Recherches cytologiques sur l'assise nourricière des microspores, en particulier sur le comportement des constituants morphologiques du cytoplasme. Thèse, Paris.
1924. — ROBYNS (W.). — Le fuseau de caryocinèse et le fuseau de cytokinèse dans la division somatique des Phanérogames. La Cell. T. 34, p. 367-454.
1929. — ROBYNS (W.) — La figure achromatique sur matériel frais dans la division somatique des Phanérogames. La Cell. T. 39, p. 85-117.
1904. — ROSENBERG (O.). — Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. Ber. d. d. bot. Ges., 21.
1912. — RUDOLPH (K.). — Chondriosomen und Chromatophoren (Beitrag zur Kritik der Chondriosomentheorien) Ber d. d. bot. Ges., Bd. XXX, p. 605-629, Berlin.
1872. — RUSSOW. — Vergleichende Untersuchungen. (Mem. Acad. imp. Saint-Pétersbourg. T. XIX).
1880. — SCHIMPER (A. F. W.). — Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner. Bot. Zeit., Jahrg. 1880, Leipzig.
1882. — SCHIMPER (A. F. W.). — Ueber die Gestalten der Stärkebildner und Farbkörper. Bot. Centralbl., Bd. XII, p. 175-178, Cassel.
1914. — SMET (E. De). — Chromosomes, prochromosomes et nucléole dans quelques Dicotylédones. La Cell. T. 29, 2^e fasc. p. 335-377.
1888. — STRASBURGER (E.). — Ueber Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche. Histol. Beiträge, Heft I. Iena.
1904. — STRASBURGER (E.). — Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Leipzig.
1914. — THOMAS (F. N.). — Seedling anatomy of Ranales, Rœadales and Rosales. Ann. of Bot. Vol. XXVIII. p. 695-733.

1931. — THOMAS (R.). — Recherches cytologiques sur le tapis staminal et sur les éléments polliniques chez les Angiospermes. Thèse Pharm. Paris.
1871. — TIEGHEM (Ph. Van). — Recherches sur la symétrie des plantes vasculaires. Ann. Sc. Nat. Bot. Série V. T. 13.
1872. — TIEGHEM (Ph. Van). — Recherches sur les canaux sécréteurs des plantes. Ann. Sc. Bot. Série V. T. 16.
1891. — TIEGHEM (Ph. Van). — Traité de Botanique. Paris.
- 1921-1922. — TISCHLER (G.). — Allgemeine Pflzenkaryologie. Berlin.
1930. — TRONCHET (A.). — Recherches sur les types d'organisation les plus répandus de la plante des Dicotylédones. Arch. de Bot. T. IV. Mém. n° 1.
1875. — VESQUE (J.). — Anatomie comparée de l'écorce. Ann. Sc. Nat. Bot. 6^e série. T. II, p. 82-198.
1878. — VESQUE (J.). — Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes. Ann. Sc. Nat. Bot. 6^e série. T. VIII, p. 261-392.
1904. — WAGER (H.). — The nucleole and nuclear division in the root apex of *Phaseolus*. Ann. of Bot. XVIII, p. 29-95.
1878. — WÄRMING (E.). — Sur l'ovule. Ann. Sc. Nat. Bot. 6^e série. T. V. p. 177-266.
1881. — WESTERMAIER. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Pflanzen. Berlin.
1881. — WESTERMAIER UND AMBRONN. — Beziehungen zwischen Lebensweise und Struktur der Schling- und Kletterpflanzen.
1900. — WINIWARTER (H. Von). — Recherches sur l'ovogénèse de l'ovaire des mammifères. Arch. de Biol. T. XVII.
1928. — ZIRKLE (C.). — Nucleolus in root-tip mitosis of *Zea Mays*. Bot. Gaz. 86, p. 402-418.
1928. — ZIRKLE (C.). — Nucleoli of the root-tip and cambium of *Pinus strobus*. Cytologia, 2, p. 85-104.
-

EXPLICATION DES PLANCHES.

GROSSISSEMENTS.

- Fig. 1 à 60, 74 à 80, 126-134. — Gross : 1350 environ.
(objectif 1/18, oculaire III Stiassnie, réduction d'1/10).
Fig. 61-73-92. — Gross : 2092 environ.
(obj. 1/18, ocul. compensateur 12 Stiassnie, réduction d'1/10).
Fig. 81-125. — Gross. 1100.
(obj. 1/15, ocul. III Stiassnie, réduction d'1/10).

PLANCHE I.

FIXATION : Bouin-Dubosecq-Brasil.

COLORATION : Heidenhain, sauf fig. 1. (méthode Nawaschin).

Convolvulus arvensis L.

- Fig. 1. Noyau interphasique.
Fig. 2, 3, 4, 5. Début de la prophase somatique.
Fig. 6, 7. Formation des filaments longs.
Fig. 8 à 13. Raccourcissement et régularisation du contour des filaments,
on peut observer la bifurcation des extrémités de chaque cordon
chromatique.
Fig. 14. Fin de la prophase.
Fig. 15. Plaque équatoriale.

PLANCHE II.

FIXATION : Bouin-Duboscq-Brasil.

COLORATION : Heidenhain.

Convolvulus arvensis L.

Fig. 16. Métaphase vue d'un pôle.

Fig. 17. Anaphase avancée.

Fig. 18. Fin de l'anaphase.

Fig. 19 à 22. Divers stades de la télophase.

Convolvulus cantabrica L.

Fig. 23. Noyau au repos.

Fig. 24. Début de la prophase.

Fig. 25. Début de la formation des longs filaments.

Fig. 26, 27. Raccourcissement des filaments.

Fig. 28. Plaque équatoriale.

Fig. 29 à 31. Métaphase vue de profil.

Fig. 32. Anaphase avancée vue latéralement.

Fig. 33. Début de la télophase (écartement des chromosomes).

Fig. 34. Télophase.

PLANCHE III

FIXATION : Bouin-Duboscq-Brasil.

COLORATION : Heidenhain.

Ipomea purpurea Roth.

Fig. 35. Noyau interphasique.

Fig. 36 à 39. Début de la prophase et commencement de la formation des filaments longs.

Fig. 40. Formation des filaments longs zigzagants.

Fig. 41 à 49. Raccourcissement et régularisation des contours des filaments chromosomiques.

Fig. 50. Fin de la prophase.

Fig. 51. Plaque équatoriale: Métaphase vue d'un pôle.

Fig. 52, 53. Métaphase vue latéralement.

Fig. 54. Anaphase avancée.

Fig. 55. Fin de l'anaphase.

Fig. 56 à 60. Divers stades de télophase.

PLANCHE IV.

Fig. 61 à 73. — FIXATION : Benda.

COLORATION : Heidenhain.

Fig. 74-76. — FIXATION : Bouin-Duboscq-Brasil.

COLORATION : Heidenhain.

Fig. 77-80. — FIXATION : Regaud.

COLORATION : Fuchsine acide, vert de méthyle.

Convolvulus soldanella L.

Fig. 61. Noyau interphasique.

Fig. 62. Début de la prophase.

Fig. 63 à 65. Début de la prophase, divers stades du prolongement achromatique.

Fig. 66. Stade de longs cordons chromatiques.

Fig. 67, 68. Raccourcissement des filaments précédents.

Fig. 69. Métaphase vue de profil.

Fig. 70. Métaphase vue du pôle.

Fig. 71. Anaphase avancée.

Fig. 72, 73. Télophase.

Fig. 74. Fin de la prophase (*Ipomea nil*).

Fig. 75. Plaque équatoriale (*I. nil*).

Fig. 76. Plaque équatoriale (*Convolvulus tricolor*).

Fig. 77 à 79. Cellules de l'extrémité du méristème de la racine de *Convolvulus arvensis*, montrant divers stades d'évolution du chondriome.

Fig. 80. Cellule méristématique d'*Ipomea purpurea* montrant les vacuoles et les divers stades de l'évolution du chondriome.

PLANCHE V.

FIXATION : Bataillon.

COLORATION : Heidenhain.

Convolvulus arvensis L.

- Fig. 81. Noyau de la cellule sporogène à l'état de repos.
Fig 82, 83. Stade leptotène.
Fig. 84. Début de la contraction des filaments.
Fig. 85. Stade synapsis.
Fig. 86, 87. Déroulement des filaments du stade précédent.
Fig. 88. Stade spirème.
Fig. 89 à 91. Stade strepsinéma.
Fig. 92, 93. Diacinèse.
Fig. 94. Métaphase hétérotypique vue de profil.
Fig. 95. Télophase hétérotypique.
Fig. 96. Métaphase homéotypique.
Fig. 97. Métaphase homéotypique avec fuseaux perpendiculaires l'un à l'autre.
Fig. 98. Anaphase homéotypique (Même disposition).

PLANCHE VI

- Fig. 99 à 110. — FIXATION : Bataillon.
COLORATION : Heidenhain.
Fig. 111 à 115. — FIXATION : Bouin-Duboseq-Brasil.
COLORATION : Heidenhain.

Convolvulus arvensis.

- Fig. 99, Formation de la tétrade pollinique.
Fig. 100, 101. Organisation du grain de pollen.

C. cantabrica.

- Fig. 102. Stade de contraction synaptique.
Fig. 103. Déroulement des filaments synaptiques.
Fig. 104. Stade spirème.
Fig. 105. Stade strepsinéma.
Fig. 106, 107. Diacinèse.
Fig. 108. Métaphase homéotypique avec deux fuseaux perpendiculaires.

C. tricolor.

Fig. 109. Stade de spirème.

Fig. 110. Plaque équatoriale avec le nombre haploïde des chromosomes.

Ipomea purpurea Roth.

Fig. 111. Noyau interphasique de la cellule sporogène.

Fig. 112, 113. Stade leptotène.

Fig. 114, 115. Stade de la contraction des filaments.

PLANCHE VII.

Fig. 116 à 119. — FIXATION : Bouin-Duboscq-Brasil.

COLORATION : Heidenhain.

Fig. 120 à 122. — FIXATION. — Bataillon.

COLORATION : Heidenhain.

Ipomea purpurea Roth.

Fig. 116, 117. Stade de déroulement des filaments.

Fig. 118. Stade de spirème.

Fig. 119. Structure du grain de pollen.

Convolvulus arvensis L.

Fig. 120. Coupe longitudinale dans le sac embryonnaire ; le noyau de la cellule-mère définitive s'est divisé en deux.

Fig. 121. Stade un peu plus avancé ; le sac embryonnaire contient quatre noyaux haploïdes.

Fig. 122. Coupe longitudinale dans le sac embryonnaire avant la formation de deux tétrades.

PLANCHE VIII.

FIXATION : Bataillon.

COLORATION : Heidenhain.

Convolvulus arvensis L.

- Fig. 123. Coupe longitudinale dans le sac embryonnaire adulte, non fécondé, (orientation inversée) : En haut les antipodes, en bas les deux synergides et l'oosphère, au milieu les deux noyaux polaires avant la fusion.
- Fig. 124. Autre coupe longitudinale dans la partie antérieure d'un sac embryonnaire adulte, non fécondé, montrant les synergides, l'oosphère et les deux noyaux polaires.

PLANCHE IX.

Même technique.

Convolvulus arvensis L.

- Fig. 125. Fragment de coupe longitudinale d'un ovule au moment de la fécondation ; le tube pollinique a traversé le canal micropylaire, pour déverser son contenu dans une des synergides ; à gauche, on aperçoit un des noyaux mâles en contact avec la membrane nucléaire de l'oosphère ; à droite le noyau secondaire.

PLANCHE X.

FIXATION : Regaud (excepté fig. 130, fixation Champy).

COLORATION : Fuchsine acide, vert de méthyle.

Convolvulus arvensis L.

- Fig. 126. Cellule méristématique du sommet de la racine présentant un cytoplasme dense creusé de petites vacuoles avec des mitochondries granuleuses.
- Fig. 127. Cellule parenchymateuse corticale, montrant un cytoplasme creusé de grosses vacuoles, avec des mitochondries et diverses formes d'amyloplast.
- Fig. 128. Coupe longitudinale d'une cellule de l'assise nourricière, montrant les plastes amylogènes et les mitochondries granuleuses et de courts bâtonnets.

- Fig. 129. Coupe longitudinale d'une cellule binucléée et l'assise nourricière, montrant deux grosses vacuoles, et des plastes amylogènes et des mitochondries.
- Fig. 130. Coupe longitudinale d'une cellule de l'assise nourricière, montrant la formation des gouttelettes graisseuses (fixation Champy).
- Fig. 131. Une jeune cellule-mère des grains de pollen possédant un cytoplasme dense, des mitochondries représentées par des formes granuleuses et des courts bâtonnets et des plastes amylogènes.
- Fig. 132. Une cellule-mère pollinique au stade de synapsis. Le chondriome est représenté surtout par des mitochondries granuleuses.
- Fig. 133. Une cellule-mère pollinique au stade de tétrade, possédant un cytoplasme creusé de grosses vacuoles, diverses phases d'amyloplastes et de mitochondries granuleuses.

PLANCHE XI.

FIXATION : Regaud.

COLORATION : Fuchsine acide, vert de méthyle.

- Fig. 134. Fragment de coupe longitudinale du nucelle montrant le sommet du sac embryonnaire, où les mitochondries sont représentées par des formes granuleuses.
-

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

**Zoologie : Cycle Évolatif
des Trématodes Digénétiques**

**Géologie : Géologie de l'Iran Septentrional
d'après les Travaux Récents**

VU ET APPROUVÉ :

Montpellier le 8 Juillet 1936.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

MARCEL GODECHOT.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Montpellier, le 8 Juillet 1936,

Le Recteur,

TAILLIART.

TABLE DES MATIERES.

	Pages
Introduction	7

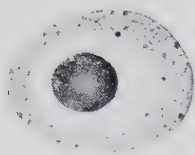
PREMIERE PARTIE

CHAPITRE PREMIER. — Matériel et technique	11
CHAPITRE II. — Germination	13
CHAPITRE III. — Anatomie de l'axe hypocotylé	15
A. — Structure primaire de la racine	15
B. — Evolution de l'appareil conducteur dans la plantule. Tige hypocotylée.	17
C. — Structure secondaire de la racine	45
CHAPITRE IV. — Tige et rhizome	52
A. — La tige	52
B. — Le rhizome	58
CHAPITRE V. — La feuille	62
CHAPITRE VI. — Liber interne. <i>Historique</i>	66
A. — Liber interne dans la radicule et la tige hypocotylée ..	71
B. — Liber interne dans les feuilles cotylédonnaires	79
C. — Liber interne dans l'axe épicotylé	82
D. — Liber interne dans la feuille	86
APPENDICE. — Les cellules laticifères. Les cellules cristalligènes ..	88

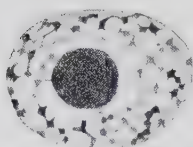
DEUXIEME PARTIE.

CHAPITRE VII. — Technique	91
CHAPITRE VIII. — La cinèse somatique	97
A. — Noyau réticulé	97
B. -- Noyau euchromocentrique	109
CHAPITRE IX. — Evolution du pollen	120
A. — Evolution de l'assise nourricière	120
B. — Evolution des cellules-mères du pollen	122
CHAPITRE X. — Evolution de l'ovule et fécondation	133
CHAPITRE XI. — Plastes et chondriosomes	140
A. — Dans la plantule	141
B. — Dans les organes sexuels	143
CHAPITRE XII. -- Conclusions générales	150

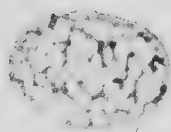
PLANCHE I.



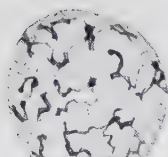
1



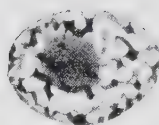
2



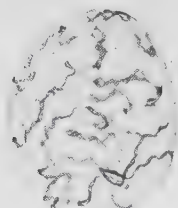
3



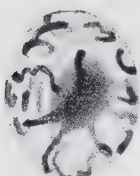
4



5



6



7



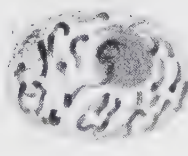
8



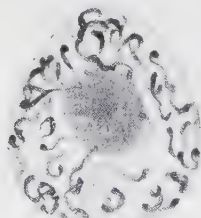
9



10



11



12



13



14



15

PLANCHE II.



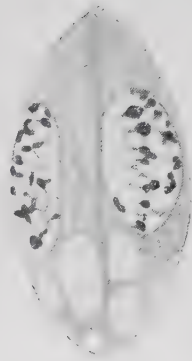
16



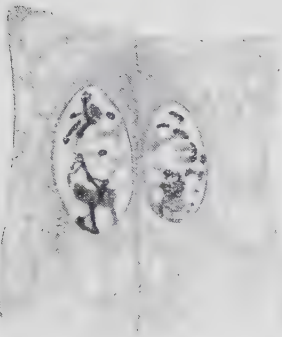
17



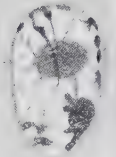
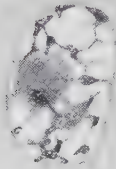
18



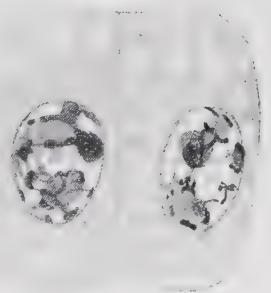
19



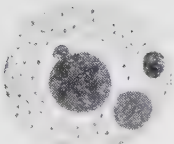
20



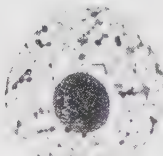
21



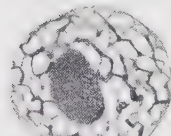
22



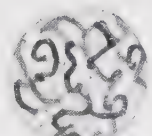
23



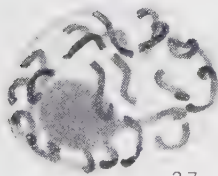
24



25



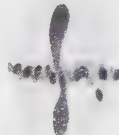
26



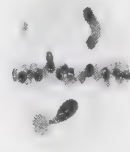
27



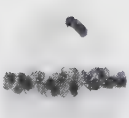
28



29



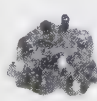
30



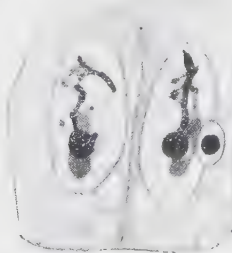
31



32

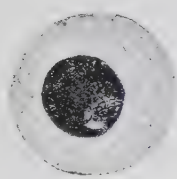


33

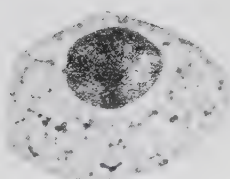


34

PLANCHE III.



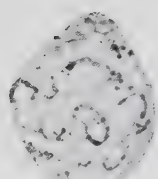
35



36



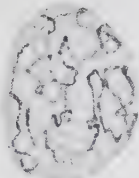
37



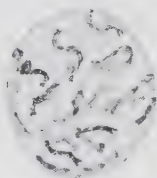
38



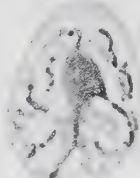
39



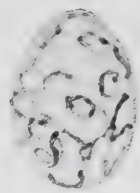
40



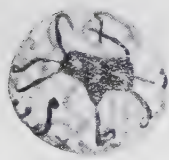
41



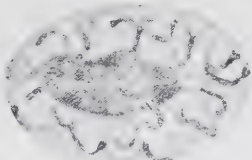
42



43



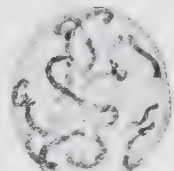
44



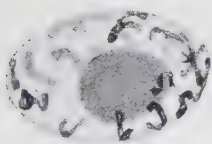
45



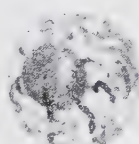
46



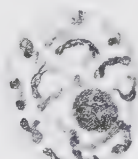
47



48



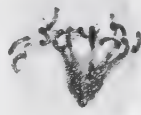
49



50



51



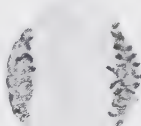
52



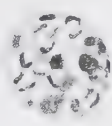
53



54



55



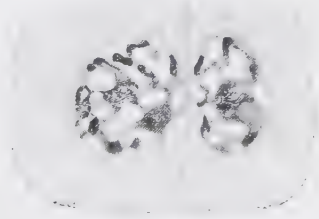
56



57



58

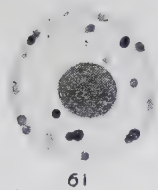


59

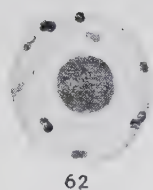


60

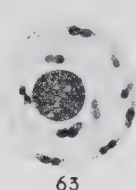
PLANCHE IV.



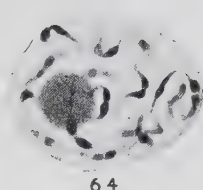
61



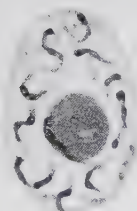
62



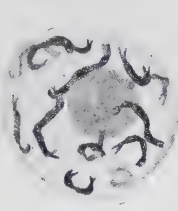
63



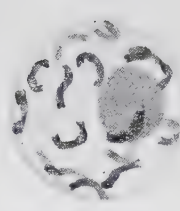
64



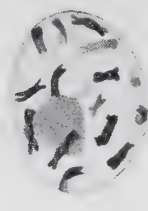
65



66



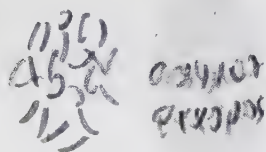
67



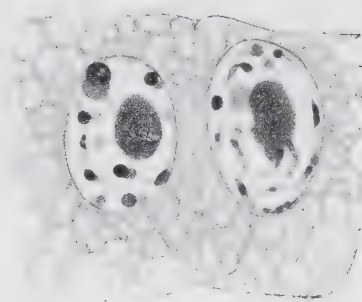
68



69

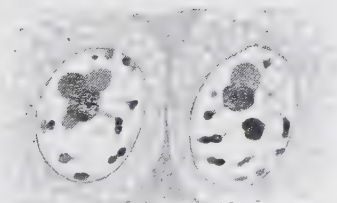


70

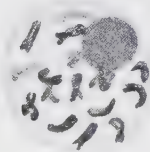


72

71



73



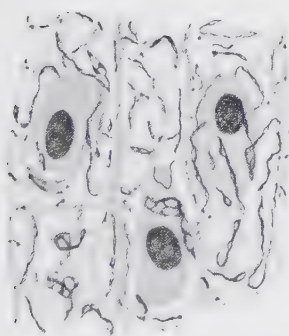
74



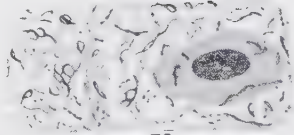
75



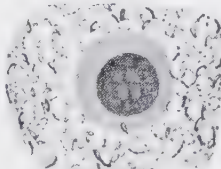
76



79



78

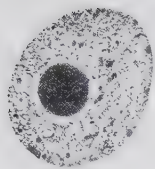


77

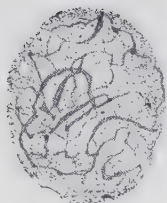


80

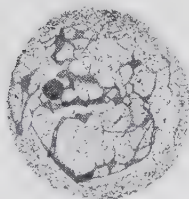
PLANCHE V.



81



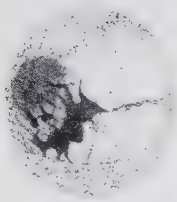
82



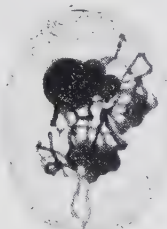
83



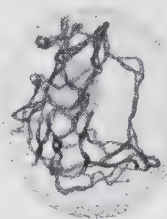
84



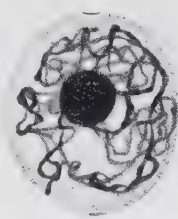
85



86



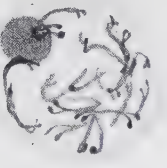
87



88



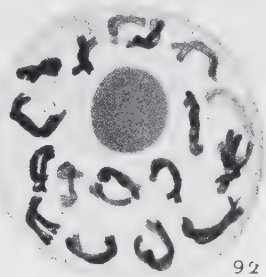
89



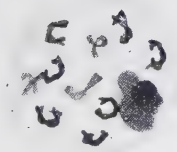
90



91



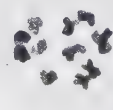
92



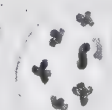
93



94



95



96



97



98

PLANCHE VI.

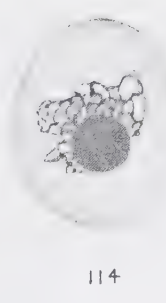
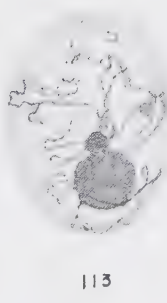
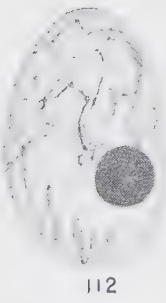
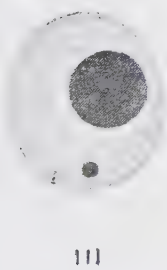
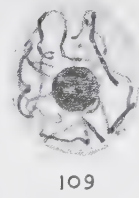
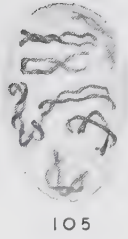
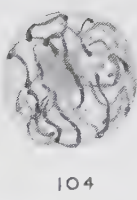
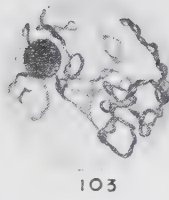
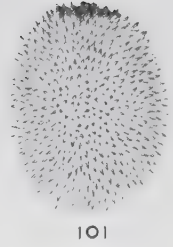
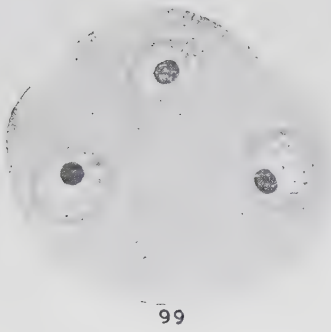
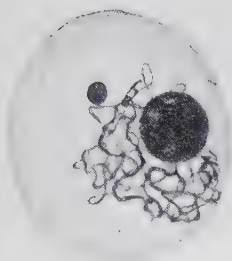


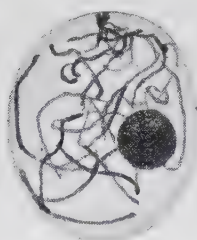
PLANCHE VII.



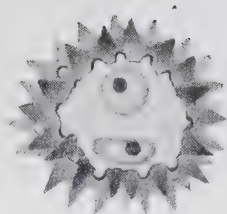
116



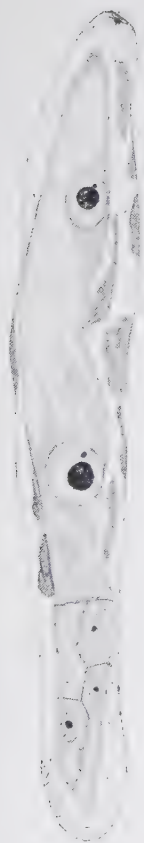
117



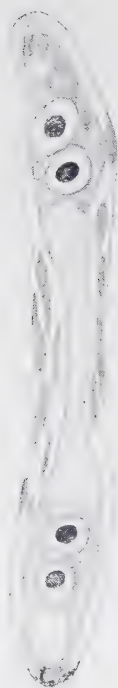
118



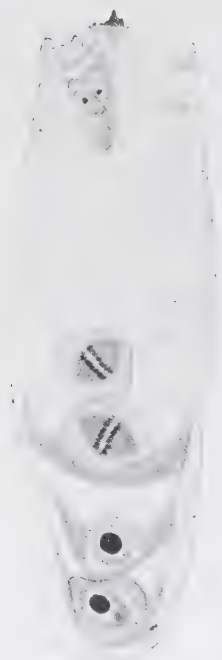
119



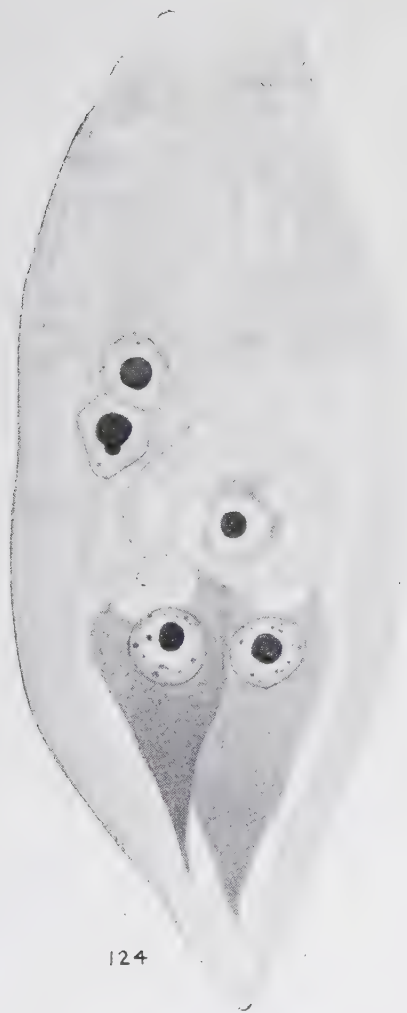
120



121



122



124



123

PLANCHE IX.

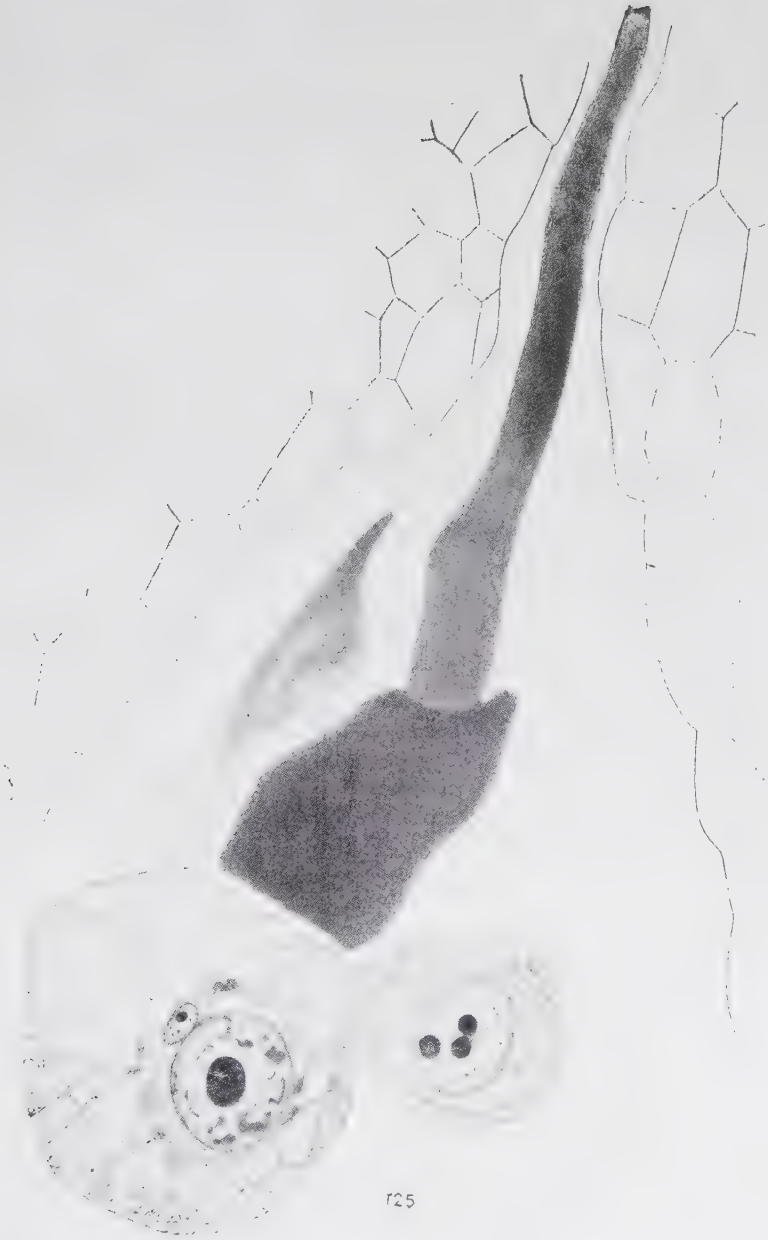


PLANCHE X.



PLANCHE XI.

